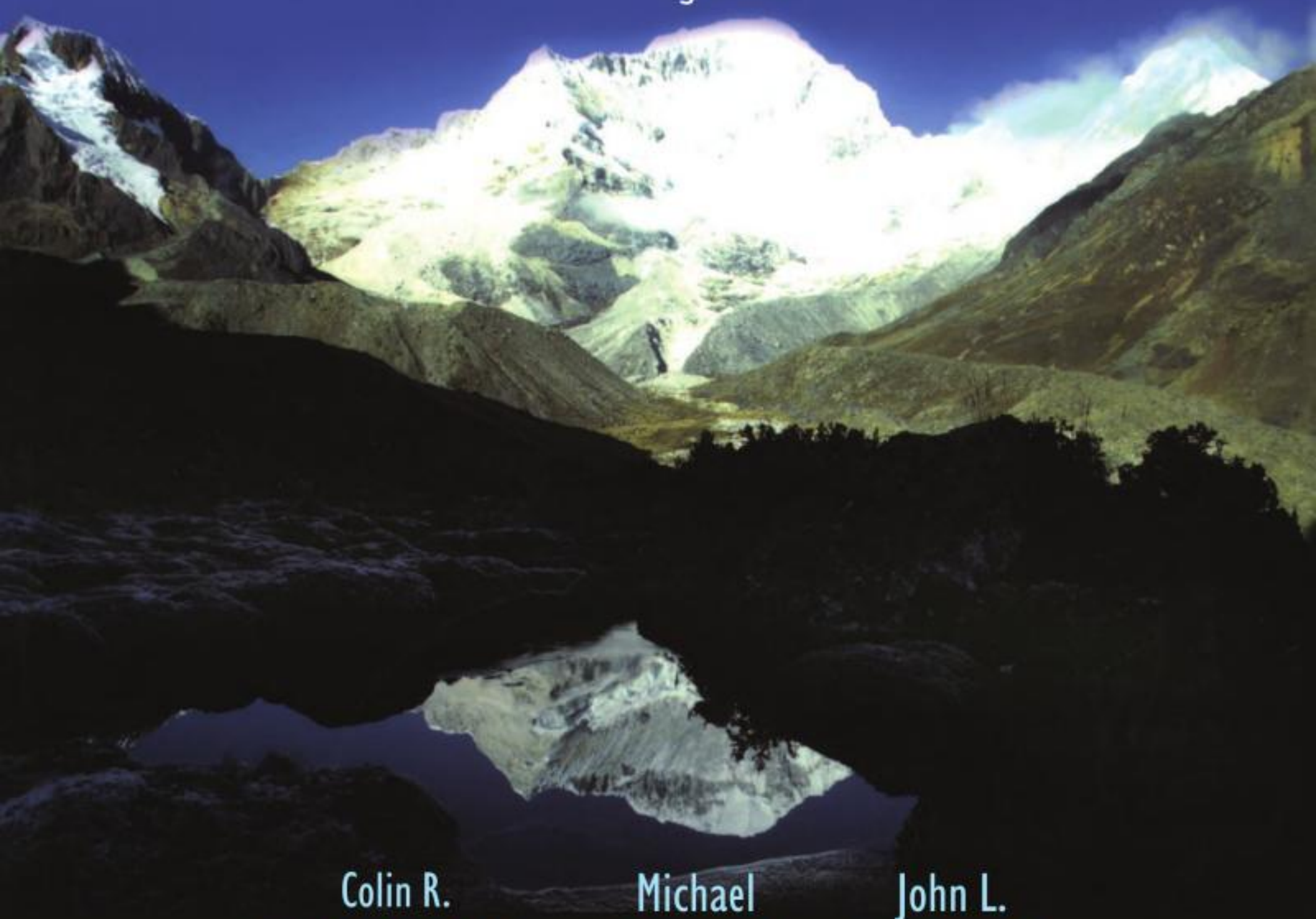
FUNDAMENTOS EM
ECOLOGIA

3ª Edição



Colin R. TOWNSEND
Michael BEGON
John L. HARPER

artmed®

Obra originalmente publicada sob o título
Essentials of Ecology, 3rd Edition by Colin R. Townsend, Michael Begon and John L. Harper
ISBN 978-1-4051-5658-5

© 2008 by Blackwell Publishing
This edition is published by arrangement with Blackwell Publishing Ltd, Oxford. Translated by Artmed Editora S.A. from the original English language version. Responsability of the accuracy of the translation rests solely with Artmed Editora S.A. and is not responsability of Blackwell Publishing Ltd.

Capa: *Mário Röhnelt*

Preparação de original: *Luiz Alberto Braga Beal, Cecília Jabs Eger*

Leitura final: *Geórgia Marques Pippi*

Editora sênior – Biociências: *Letícia Bispo de Lima*

Editoração eletrônica: *Techbooks*

Reservados todos os direitos de publicação, em língua portuguesa, à
ARTMED® EDITORA S.A.
Av. Jerônimo de Ornelas, 670 - Santana
90040-340 Porto Alegre RS
Fone (51) 3027-7000 Fax (51) 3027-7070

É proibida a duplicação ou reprodução deste volume, no todo ou em parte, sob quaisquer formas ou por quaisquer meios (eletrônico, mecânico, gravação, fotocópia, distribuição na Web e outros), sem permissão expressa da Editora.

SÃO PAULO
Av. Angélica, 1091 - Higienópolis
01227-100 São Paulo SP
Fone (11) 3665-1100 Fax (11) 3667-1333

SAC 0800 703-3444

IMPRESSO NO BRASIL
PRINTED IN BRAZIL

Material com direitos autorais

SUMÁRIO

Parte I Introdução

1 A ecologia e como estudá-la 15

1.1 Introdução 16
1.2 Escalas, diversidade e rigor 20
1.3 Ecologia na prática 28

2 A base evolutiva da ecologia 52

2.1 Introdução 53
2.2 Evolução por seleção natural 53
2.3 Evolução em nível intraespecífico 57
2.4 A ecologia da especiação 69
2.5 Os efeitos das mudanças climáticas sobre a evolução e distribuição das espécies 76
2.6 Os efeitos da deriva continental sobre a ecologia evolutiva 79
2.7 Interpretando os resultados da evolução: convergentes e paralelos 82

Parte II Condições e Recursos

3 Condições físicas e a disponibilidade de recursos 89

3.1 Introdução 90
3.2 Condições ambientais 91
3.3 Recursos vegetais 105
3.4 Animais e seus recursos 117
3.5 O efeito da competição intraespecífica por recursos 125
3.6 Condições, recursos e nicho ecológico 129

4 Condições, recursos e as comunidades do mundo 133

4.1 Introdução 134
4.2 Padrões geográficos em grande e pequena escalas 134
4.3 Padrões temporais em condições e recursos 140
4.4 Biomas terrestres 142
4.5 Ambientes aquáticos 155

Material com direitos autorais

Parte III Indivíduos, Populações, Comunidades e Ecossistemas

5 Natalidade, mortalidade e movimento 171

5.1 Introdução 172
5.2 Ciclos de vida 177
5.3 Monitorando natalidade e mortalidade: tabelas de vida e padrões de fecundidade 183
5.4 Dispersão e migração 192
5.5 Impacto da competição intraespecífica sobre as populações 197
5.6 Padrões de história de vida 203

6 Competição interespecífica 211

6.1 Introdução 212
6.2 Efeitos ecológicos da competição interespecífica 212
6.3 Efeitos evolutivos da competição interespecífica 225
6.4 Competição interespecífica e estrutura da comunidade 230
6.5 Quão significativa é a competição interespecífica na prática? 237

7 Predação, pastejo e doença 248

7.1 Introdução 249
7.2 Valor adaptativo (*fitness*) e abundância da presa 251
7.3 As sutilezas da predação 253
7.4 Comportamento do predador: forrageio e transmissão 260
7.5 Dinâmica de populações na predação 266
7.6 Predação e estrutura da comunidade 278

8 Ecologia evolutiva 285

8.1 Introdução 286
8.2 Ecologia molecular: diferenciação intra e interespecífica 287
8.3 Corridas armamentistas evolutivas 297
8.4 Interações mutualísticas 303

9 De populações a comunidades 319

9.1 Introdução 320
9.2 Determinantes múltiplos da dinâmica de populações 321
9.3 Dispersão, manchas e dinâmica de metapopulações 333
9.4 Padrões temporais na composição da comunidade 338
9.5 Teias alimentares 349

10 Padrões na riqueza de espécies 365

10.1 Introdução 366
10.2 Um modelo simples de riqueza de espécies 368
10.3 Fatores espaciais que influenciam a riqueza de espécies 370
10.4 Fatores temporais que influenciam a riqueza de espécies 380
10.5 Gradientes de riqueza de espécies 383
10.6 Padrões de riqueza de táxons no registro fóssil 393
10.7 Avaliação dos padrões de riqueza de espécies 396

Material com direitos autorais

11 O fluxo de energia e matéria através dos ecossistemas 402
11.1 Introdução 403
11.2 Produtividade primária 405
11.3 O destino da produtividade primária 410
11.4 O processo de decomposição 415
11.5 O fluxo de matéria através dos ecossistemas 421
11.6 Ciclos biogeoquímicos globais 427

Parte IV Temas Aplicados em Ecologia

12 Sustentabilidade 437
12.1 Introdução 438
12.2 O "problema" da população humana 439
12.3 Explorando recursos vivos da natureza 448
12.4 Agricultura de monoculturas 454
12.5 Controle de pragas 462
12.6 Sistemas agrícolas integrados 468
12.7 Prognosticando mudanças ambientais globais induzidas pela agricultura 470

13 Degradação de hábitats 474
13.1 Introdução 475
13.2 Degradação via cultivo agrícola 480
13.3 Geração de energia e seus diversos efeitos 487
13.4 Degradação em paisagens urbanas e industriais 494
13.5 Manutenção e restauração de serviços ecossistêmicos 502

14 Conservação 510
14.1 Introdução 511
14.2 Ameaças à biodiversidade 514
14.3 Conservação na prática 524
14.4 Conservação em um mundo em transformação 534
14.5 Considerações finais 537

Referências 541
Índice 557

PARTE I

Introdução

1 | A ecologia e como estudá-la 15

2 | A base evolutiva da ecologia 52

Capítulo 1

A ecologia e como estudá-la

CONTEÚDOS DO CAPÍTULO

1.1 Introdução
1.2 Escalas, diversidade e rigor
1.3 Ecologia na prática

CONCEITOS-CHAVE

Neste capítulo, você:

- aprenderá a definir ecologia e observará seu desenvolvimento tanto como ciência aplicada como básica
- reconhecerá o que os ecólogos procuram descrever e compreender e, com base na sua compreensão, prever, manejar e controlar
- observará que os fenômenos ecológicos ocorrem em uma variedade de escalas espaciais e temporais, e que os padrões podem ser evidentes apenas em escalas específicas
- reconhecerá que evidência e compreensão ecológicas podem ser obtidas mediante observação, experimentos de campo e laboratório, bem como por meio de modelos matemáticos
- compreenderá que a ecologia se alicerça na evidência de fatos científicos (e na aplicação da estatística)

Material com direitos autorais

Atualmente, a ecologia é um assunto sobre o qual quase todo mundo tem prestado atenção e a maioria das pessoas considera importante – mesmo quando elas não conhecem o significado exato do termo. Não pode haver dúvida de que ela é importante; mas isso a torna ainda mais crucial quando compreendemos o que ela é e como estudá-la.

1.1 Introdução

os primeiros ecólogos

A pergunta "O que é ecologia?" poderia ser formulada por "Como definimos ecologia?" e respondida pelo exame de várias definições que têm sido propostas, escolhendo-se uma delas como a melhor (Quadro 1.1). Todavia, ao mesmo tempo que definições proporcionam um direcionamento e são úteis para prepa-

1.1 MARCOS HISTÓRICOS

Definições de ecologia

A ecologia (originalmente em alemão: *Ökologie*) foi definida pela primeira vez em 1866 por Ernst Haeckel, um entusiasta e influente discípulo de Charles Darwin. Segundo ele, a ecologia era "a ciência capaz de compreender a relação do organismo com o seu ambiente". O espírito dessa definição é muito claro em uma primeira discussão de subdisciplinas biológicas por Burdon-Sanderson (1893), em que ecologia é "a ciência que se ocupa das relações externas de plantas e animais entre si e com as condições passadas e presentes de suas existências", por comparação com a fisiologia (relações internas) e a morfologia (estrutura). Para muitos, tais definições têm resistido ao teste do tempo. Assim, Ricklefs (1973), em seu livro-texto, define ecologia como "o estudo do ambiente natural, particularmente as relações entre organismos e suas adjacências".

Nos anos seguintes a Haeckel, a ecologia vegetal e a ecologia animal começaram a ser tratadas separadamente. Em obras influentes, a ecologia foi definida como "aquelas relações de *plantas*, com seu entorno e entre elas, que dependem diretamente de diferenças de hábitats entre plantas" (Tansley, 1904), ou como a ciência "principalmente relacionada com o que pode ser chamado de sociologia e economia de *animais*, e não com a estrutura e outras adaptações que eles apresentam" (Elton, 1927). Contudo, há muito tempo botânicos e zoólogos concordam que têm um caminho comum e que suas diferenças precisam ser harmonizadas.

No entanto, existe algo vago sobre muitas definições de ecologia que parecem sugerir que ela consiste em todos aqueles aspectos da biologia que não são nem fisiologia nem morfologia. Por consequência, em busca de algo mais focado, Andrewartha (1961) definiu ecologia como "o estudo científico da distribuição e abundância de organismos", e Krebs (1972) lamenta que o papel central das "relações" tenha sido perdido, modificando-o para "o estudo científico das interações que determinam a distribuição e abundância de organismos", esclarecendo que a ecologia estava preocupada com questões como "*onde* os organismos são encontrados, *quantos* ocorrem em determinado local e *por quê*". Assim, a ecologia pode ser mais bem definida como:

> o estudo científico da distribuição e abundância de organismos e das interações que determinam a distribuição e abundância.

rá-lo para um exame, elas não são boas para captar a satisfação, o interesse ou a excitação da ecologia. É mais adequado substituir a pergunta simples por uma série de questões mais provocativas: "O que *fazem* os ecólogos?", "Em que os ecólogos estão *interessados*?" e "Onde a ecologia emerge em primeiro lugar?".

A ecologia pode reivindicar ser a ciência mais antiga. Se, como nossa definição preferida sustenta, "ecologia é o estudo científico da distribuição e abundância de organismos e das interações que determinam a distribuição e abundância" (Quadro 1.1), então os humanos mais primitivos devem ter sido ecólogos ecléticos – guiados pela necessidade de entender onde e quando seu alimento e seus inimigos (não humanos) estavam localizados – e os mais antigos agricultores, precisando ser cada vez mais sofisticados: tendo de saber manejar suas fontes de alimento vivas e domesticadas. Esses primeiros ecólogos foram, portanto, ecólogos *aplicados*, procurando entender a distribuição e abundância de organismos, a fim de aplicar aquele conhecimento para seu próprio benefício coletivo. Eles estavam interessados em muitos dos tipos de problemas nos quais os ecólogos aplicados ainda estão interessados: como maximizar a taxa em que o alimento é colhido de ambientes naturais e como isso pode ser feito repetidamente ao longo do tempo; como plantas e animais domesticados podem ser mais bem tratados ou estocados, de modo a maximizar as taxas de retorno; como os organismos que são fontes de alimento podem ser protegidos dos seus próprios inimigos naturais; como controlar as populações de patógenos e parasitos que vivem em nós.

uma ciência pura e aplicada

A partir do último século, aproximadamente, à medida que os ecólogos tornaram-se conscientes o bastante para denominarem-se a si próprios, a ecologia tem abrangido de maneira consistente não apenas a ciência aplicada mas também a fundamental e "pura". A.G. Tansley foi um dos fundadores da ecologia. Ele estava interessado em compreender os processos responsáveis pela determinação da estrutura e composição de diferentes comunidades vegetais. Quando, em 1904, escreveu da Inglaterra sobre "Os problemas da ecologia", ele estava preocupado com a forte tendência que ela apresentava a permanecer no estágio descritivo e não sistemático (i.e., acumulando descrições de comunidades sem saber se elas eram típicas, temporárias ou seja lá o que fosse), também raramente realizando uma análise experimental ou planejada de modo sistemático ou o que pudéssemos chamar de "científico".

Suas preocupações foram acolhidas nos EUA por outro fundador da ecologia, F. E. Clements, que em 1905 lamentou-se em seu *Métodos de Pesquisa em Ecologia*:

> A ruína do desenvolvimento recente popularmente conhecido como ecologia tem sido um sentimento muito difundido de que qualquer um pode realizar trabalho ecológico, independente de preparação. Não existe nada... mais errado do que este sentimento.

Por outro lado, a necessidade de a ecologia aplicada basear-se em sua contrapartida pura foi clara na introdução da *Ecologia Animal* de Charles Elton (1927) (Figura 1.1):

> A ecologia está fadada a um grande futuro... Nos trópicos, o entomologista ou micologista ou controlador de ervas daninhas só desempenhará corretamente suas funções, se ele for primeiro e antes de tudo um ecólogo.

Figura 1.1
Um dos grandes fundadores da ecologia: Charles Elton (1900-1991). *Ecologia Animal* (1927) foi seu primeiro livro, porém *A Ecologia das Invasões por Animais e Plantas* (1958) foi igualmente influente.

Com o passar dos anos, a coexistência dessas linhas puras e aplicadas tem sido mantida e construída. Muitas áreas aplicadas têm contribuído para o desenvolvimento da ecologia e tem seu próprio desenvolvimento estimulado por ideias e abordagens ecológicas. Todos os aspectos da colheita, produção e proteção de alimentos e fibras têm sido envolvidos: ecofisiologia vegetal, conservação do solo, silvicultura, composição e manejo de campos, estocagem de alimento, atividades pesqueiras e controle de pragas e patógenos. Cada uma dessas áreas clássicas ainda está na vanguarda de partes da ecologia de qualidade e são ligadas por outras. O controle biológico de pragas (o controle de pragas mediante o emprego de seus inimigos naturais) tem uma história que remonta pelo menos à China antiga, mas houve um ressurgimento de interesse ecológico quando a insuficiência de pesticidas químicos começou a se tornar amplamente visível na década de 1950. A preocupação com a ecologia da poluição começou a crescer mais ou menos nessa época e se expandiu nas décadas de 1980 e 1990, a partir de problemas locais para temas globais. As últimas décadas do milênio também têm mostrado expansão no interesse público e engajamento ecológico na conservação de espécies ameaçadas e da biodiversidade de áreas amplas, no controle de doenças em humanos e em muitas outras espécies, bem como nas consequências potenciais de alterações profundas no ambiente global.

questões não respondidas

Ainda hoje, muitos problemas fundamentais da ecologia continuam não resolvidos. Até que ponto a competição por alimento determina que espécies podem coexistir em um hábitat? Que papel a doença desempenha na dinâmica de populações? Por que existem mais espécies nos trópicos do que nos polos? Qual é a relação entre produtividade do solo e estrutura da comunidade vegetal? Por que algumas espécies são mais vulneráveis à extinção do que outras? E assim por diante. Naturalmente, questões não resolvidas – se elas forem questões *focalizadas* – são um sintoma da saúde e não da debilidade de qualquer ciência. Porém, a

ecologia não é uma ciência fácil. Ela possui sutileza e complexidade particulares, em parte porque distingue-se por ser peculiarmente defrontada com "singularidades": milhões de espécies diferentes, incontáveis bilhões de indivíduos geneticamente distintos, todos vivos e interagindo em um mundo variado e sempre em transformação. A beleza da ecologia é que ela nos desafia a desenvolver a compreensão de problemas muito básicos e aparentes de um modo que aceita a singularidade e complexidade de todos os aspectos da natureza, mas busca padrões e previsões dentro dessa complexidade, em vez de ser submetida a ela.

entendimento, descrição, previsão e controle

Resumindo essa visão geral histórica, fica claro que os ecólogos tentam executar várias ações diferentes. Primeiramente e antes de tudo, a ecologia é uma ciência, e os ecólogos procuram, portanto, *explicar* e *compreender*. Existem duas classes de explicação em biologia: "imediata" e "final". Por exemplo, a distribuição e a abundância atuais de uma determinada espécie de ave podem ser "explicadas" pelo ambiente físico que ela tolera, o alimento que ela consome e os parasitos e predadores que a atacam. Essa é uma explicação *imediata* – uma explicação em função do que está acontecendo "aqui e agora". Entretanto, podemos também perguntar como essa espécie de ave adquiriu essas propriedades que agora parecem governar sua vida. Essa questão deve ser respondida por uma explicação em termos evolutivos; a explicação *final* da distribuição e abundância atuais dessa ave baseia-se nas experiências ecológicas de seus ancestrais (ver Capítulo 2).

A fim de compreender algo naturalmente, devemos em primeiro lugar ter uma descrição do que desejamos entender. Portanto, os ecólogos precisam descrever antes de explicar. Por outro lado, as descrições mais valiosas são aquelas realizadas com um problema particular ou "necessidade de compreensão" em mente. Descrição indireta, feita meramente para seu próprio interesse, em geral é encontrada depois de ter selecionado as coisas erradas e tem pouco emprego em ecologia – ou em qualquer outra ciência.

Os ecólogos muitas vezes tentam prever o que acontecerá com uma população de organismos sob um conjunto particular de circunstâncias e, baseados nessas previsões, procuram controlá-los ou explorá-los. Procuramos minimizar os efeitos de pragas de gafanhotos prevendo quando eles provavelmente ocorrerão e agindo de acordo com isso. Tentamos explorar mais efetivamente as plantas de lavoura prevendo quando as condições serão mais favoráveis para a cultura e desfavoráveis para os seus inimigos. Procuramos preservar espécies raras prevendo uma política de conservação que nos habilitará a agir dessa forma. Algumas previsões ou medidas de controle podem ser feitas sem profunda explicação ou compreensão: não é difícil prever que a destruição de um bosque eliminará as aves do bosque. No entanto, previsões por discernimento, previsões precisas e previsões do que acontecerá em circunstâncias incomuns podem ser feitas apenas quando podemos também explicar e compreender o que está ocorrendo. Portanto, este livro trata de:

- como a compreensão ecológica é alcançada;
- o que compreendemos (mas também o que não compreendemos);
- como a compreensão pode nos ajudar a prever, manejar e controlar.

1.2 Escalas, diversidade e rigor

O restante deste capítulo diz respeito aos dois "como" citados anteriormente: como a compreensão é alcançada e como ela pode nos ajudar a prever, manejar e controlar. Ilustramos então três pontos fundamentais sobre a execução de projetos de ecologia, examinando, sempre que possível, os exemplos apresentados (ver Seção 1.3). Todavia, primeiro desenvolvemos três pontos, a saber:

- os fenômenos ecológicos ocorrem em uma variedade de escalas;
- a evidência ecológica provém de uma variedade de fontes diferentes;
- a ecologia conta com a evidência verdadeiramente científica e a aplicação da estatística.

1.2.1 Questões de escala

A ecologia atua em uma amplitude de escalas: escalas temporais, escalas espaciais e escalas "biológicas". É importante avaliar a amplitude dessas escalas e como elas se relacionam entre si.

a escala "biológica"

Frequentemente, ao mundo vivo é referida uma hierarquia biológica, que começa com partículas subcelulares e continua com células, tecidos e órgãos. A ecologia ocupa-se, então, com os três níveis a seguir:

- *organismos individuais*;
- *populações* (consistindo em indivíduos da mesma espécie);
- *comunidades* (consistindo em um maior ou menor número de populações).

No nível de organismo, a ecologia procura saber como os indivíduos são afetados pelo seu ambiente (e como eles o afetam). No nível de população, a ecologia ocupa-se da presença ou ausência de espécies determinadas, da sua abundância ou raridade e das tendências e flutuações em seus números. A ecologia de comunidades trata, então, da composição ou estrutura de comunidades ecológicas.

Podemos também focalizar as rotas de movimento seguidas pela energia e pela matéria através de elementos vivos e não vivos de uma quarta categoria de organização:

- *ecossistemas* (compreendendo a comunidade junto com seu ambiente físico).

Com esse nível de organização em mente, Likens (1992) estende nossa definição de ecologia (Quadro 1.1), incluindo "as interações entre organismos, bem como a transformação e fluxo de energia e matéria". Entretanto, na nossa definição colocamos as transformações de energia/matéria como subordinadas às "interações".

uma gama de escalas espaciais

No mundo vivo, não há área tão pequena nem tão grande que não contenha uma ecologia. Mesmo a imprensa popular fala cada vez mais a respeito do "ecossistema global", e não há dúvida de que vários problemas ecológicos podem ser examinados apenas nesta escala bem ampla. Esses problemas abrangem as relações entre correntes oceânicas e atividades pesqueiras ou entre padrões climáticos e distribuição de desertos e de florestas pluviais tropicais

ou entre elevação de dióxido de carbono na atmosfera (da queima de combustíveis fósseis) e mudança climática global.

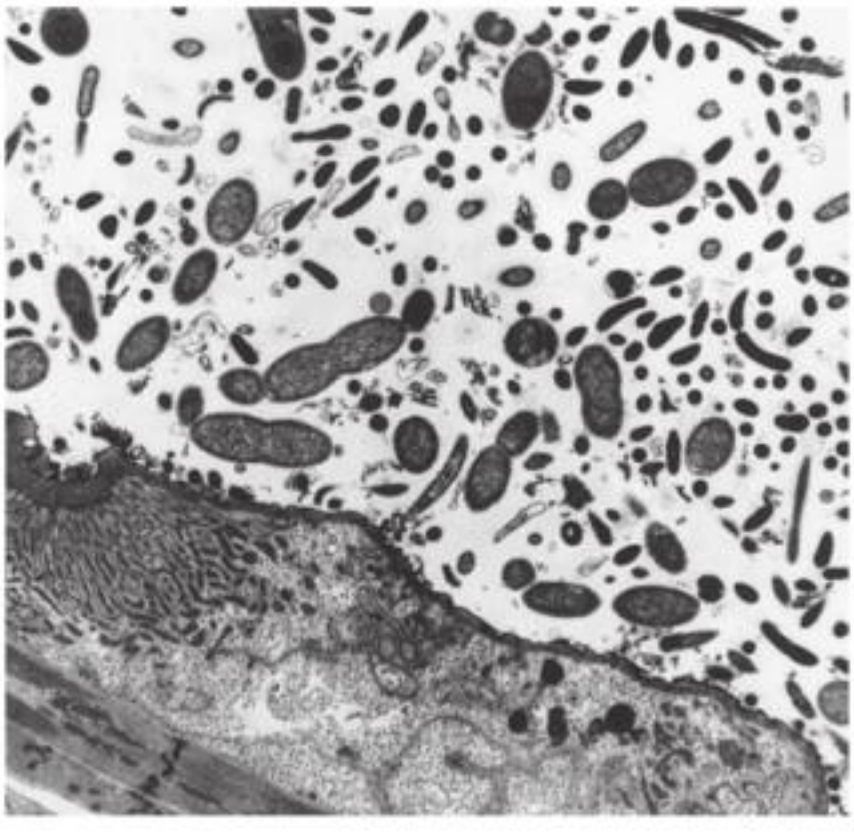
No extremo oposto, uma célula individual pode ser o estágio em que duas populações de patógenos competem pelos recursos que ela fornece. Em uma escala espacial ligeiramente maior, um intestino de cupim é o hábitat de bactérias, protozoários e outras espécies (Figura 1.2) – uma comunidade cuja diversidade pode razoavelmente ser comparada com a de uma floresta pluvial tropical, em termos de riqueza de organismos vivos, de variedade de interações em que eles tomam parte, sem contar um grande número de espécies de muitos participantes que permanecem sem identificação. Entre esses extremos, ecólogos diferentes ou os mesmos ecólogos em tempos diferentes podem examinar os habitantes de pequenos orifícios de árvores, dos corpos d'água temporários das savanas ou dos grandes lagos e oceanos; outros podem estudar a diversidade de pulgas sobre diferentes espécies de aves, a diversidade de aves em fragmentos florestais de tamanhos diversos ou a diversidade de matas em altitudes diferentes.

uma gama de escalas temporais

Em alguma extensão relacionada a essa amplitude de escalas espaciais e aos níveis na hierarquia biológica, os ecólogos também trabalham em uma variedade de escalas temporais. A "sucessão ecológica" – a colonização sucessiva e contínua de um local por certas populações de espécies, acompanhada da extinção de outras – pode ser estudada por um período compreendido entre o depósito até a decomposição de um monte de esterco de ovelha (uma questão de semanas) ou a partir da mudança do clima no final da última glaciação até os dias atuais e seguindo adiante (em torno de 14.000 anos). A migração pode ser estudada em borboletas por um período de dias ou em árvores que ainda estão migrando (lentamente) para áreas degeladas após o último período glacial.

a necessidade de estudos de longa duração

Embora não haja dúvida de que as escalas temporais "apropriadas" variam, também é verdade que muitos estudos ecológicos não são tão longos quanto poderiam ser. Estudos mais longos custam mais e exigem maior de-



ADAPTADA DE BREZNAK, 1975

Figura 1.2
A comunidade variada de um intestino de cupim. Os cupins podem decompor a lignina e a celulose da madeira, devido às suas relações mutualísticas (ver Seção 8.4.4) com uma diversidade de micróbios que vivem em seus tratos digestórios.

Material com direitos autorais

dicação e energia. Uma comunidade científica impaciente e a exigência de evidência concreta de atividade para progressão na carreira pressionam os ecólogos, e todos os cientistas, a publicar o seu trabalho mais cedo. Por que os estudos de longa duração têm potencialmente tanto valor? A redução, em poucos anos, nos números de uma determinada espécie de planta ou de ave ou de borboleta poderia ser motivo de preocupação com a sua conservação – mas pode haver necessidade de uma ou mais décadas de estudo para assegurar que o declínio nada mais é do que uma expressão das subidas e descidas aleatórias da dinâmica populacional "normal". De maneira semelhante, uma elevação de 2 anos na abundância de um roedor selvagem seguida por uma queda de 2 anos pode ser parte de um "ciclo" regular de abundância, necessitando de uma explicação. Porém os ecólogos não poderão ter certeza, até que talvez 20 anos de estudo permitam a eles registrar quatro ou cinco repetições de tal ciclo.

Isso não significa que todos os estudos ecológicos necessitam durar 20 anos, nem que estão sujeitos a responder a mudanças momentâneas, mas enfatiza o grande valor para a ecologia de um pequeno número de investigações de longa duração que foram realizadas ou estão em andamento.

1.2.2 A diversidade da evidência ecológica

A evidência ecológica provém de diferentes fontes. Essencialmente, os ecólogos estão interessados em organismos nos seus ambientes naturais (embora, para muitos organismos, o ambiente "natural" agora tenha sido construído pelo homem). Entretanto, o avanço seria impossível se os estudos ecológicos fossem limitados a tais ambientes naturais. E mesmo em hábitats naturais, ações não naturais (manipulações experimentais) são frequentemente necessárias na busca da evidência segura.

observações e experimentos a campo

Muitos estudos ecológicos envolvem *observação* e monitoramento cuidadosos das mudanças na abundância de uma ou mais espécies em seu ambiente natural, no tempo ou no espaço, ou em ambos. Desse modo, os ecólogos podem estabelecer padrões; por exemplo, que o galo-selvagem-vermelho (ave caçada por "esporte") exibe ciclos regulares de abundância, com picos a cada 4 ou 5 anos, ou que a vegetação pode ser mapeada em uma série de zonas quando nos movemos através de uma paisagem de dunas arenosas. Todavia, os cientistas não param nesse ponto – os padrões requerem explicação. A análise cuidadosa dos dados descritivos pode sugerir alguma explicação plausível. No entanto, o estabelecimento das causas dos padrões pode requerer *experimentos de manipulação em campo*: livrar o galo-selvagem-vermelho de vermes intestinais, sugeridos como responsáveis pelos ciclos, e verificar se os ciclos persistem (ou não: Hudson et al., 1998), ou tratar áreas experimentais de dunas arenosas com fertilizante, para verificar se o padrão de alteração da vegetação reflete um padrão de alteração da produtividade do solo.

experimentos laboratoriais

Talvez menos obviamente, os ecólogos também muitas vezes precisam voltar-se para sistemas laboratoriais e até mesmo para modelos matemáticos. Esses têm desempenhado um papel decisivo no desenvolvimento da ecologia e certamente continuarão sendo importantes. Os experimentos de

campo são inevitavelmente dispendiosos e de difícil execução. Além disso, mesmo se tempo e custo não forem problemas, os sistemas naturais de campo podem simplesmente ser tão complexos que não nos permitam extrair as consequências de muitos processos que podem estar atuando. Os vermes intestinais são realmente capazes de ter um efeito sobre a reprodução ou mortalidade de um galo-selvagem-vermelho? Quais das muitas espécies vegetais de dunas arenosas são sensíveis a alterações nos níveis de produtividade do solo e quais são relativamente insensíveis? Os *experimentos laboratoriais controlados* em geral são o melhor caminho para fornecer respostas a tais questões específicas, que podem ser partes-chave de qualquer explicação geral da situação complexa no campo.

sistemas laboratoriais simples...

Por certo, a complexidade de comunidades ecológicas naturais pode simplesmente tornar inadequado para um ecólogo o aprofundamento na busca da compreensão. Podemos querer explicar a estrutura e a dinâmica de uma determinada comunidade de 20 espécies de animais e plantas, com diferentes competidores, predadores, parasitos e assim por diante (em termos relativos, uma comunidade de notável simplicidade). Contudo, não alimentamos a esperança de trabalhar nessas condições, a menos que já tenhamos alguma compreensão básica de comunidades até mais simples com uma espécie de predador e uma espécie de presa; ou dois competidores; ou (especialmente ambicioso) dois competidores que apresentam um predador comum. Por isso, para nossa própria conveniência, geralmente é mais apropriado construir *sistemas laboratoriais simples*, que podem atuar como pontos de referência na busca de compreensão.

... e modelos matemáticos

Além disso, é só você perguntar a qualquer um que tenha tentado cultivar ovos de lagarta, ou manter mudas de uma linhagem de arbustos até a sua maturidade, para descobrir que mesmo as comunidades ecológicas mais simples podem não ser mantidas facilmente ou protegidas de patógenos, predadores ou competidores indesejáveis. Nem é necessariamente possível construir exatamente aquela determinada comunidade, simples e artificial que interessa a você; nem sujeitá-la às exatas condições ou perturbação que interessam. Por esse motivo, em diversos casos há muito a ser obtido a partir da análise de *modelos matemáticos* de comunidades ecológicas, construídos e manipulados de acordo com o que o ecólogo tem em mente.

Por outro lado, embora um objetivo importante da ciência seja simplificar e, desse modo, facilitar a compreensão da complexidade do mundo real, em última análise é no mundo real que estamos interessados. O valor de modelos e experimentos laboratoriais simples deve sempre ser julgado em termos da luz que lançam sobre o funcionamento de sistemas mais naturais. Eles são um meio para atingir um fim – nunca um fim em si mesmo. Como todos os cientistas, os ecólogos necessitam "buscar simplicidade, mas desconfiar dela" (Whitehead, 1953).

1.2.3 Estatística e rigor científico

Para qualquer cientista, ofender-se com alguma frase ou provérbio popular é aceitar a acusação de falta de humor. Entretanto, é difícil permanecer calmo

quando frases como "Existem mentiras, malditas mentiras e estatística" ou "Você pode provar qualquer coisa com estatística" são usadas por aqueles que não conhecem nada melhor, a fim de justificar porque continuam acreditando no que desejam acreditar, por mais que seja evidenciado o contrário. Não há dúvida de que, por vezes, a estatística é empregada *in*corretamente para tirar conclusões duvidosas de conjuntos de dados que de fato sugerem algo completamente diferente ou talvez nada. Porém, esses não são motivos para desmerecer a estatística de uma maneira geral – mas para se assegurar que as pessoas sejam educadas no mínimo, quanto aos princípios da evidência científica e sua análise estatística, de tal forma a protegê-las daqueles que podem desejar manipular suas opiniões.

ecologia: uma busca por conclusões nas quais podemos confiar

De fato, não só não é verdade que você pode provar tudo com estatística, como o contrário é verdadeiro: você não pode *provar* tudo com estatística – a estatística não se propõe a isso. A análise estatística é, contudo, essencial para agregar um nível de confiança às conclusões que possamos querer extrair; a ecologia, como todas as ciências, é uma busca não de afirmações "provadas como verdadeiras", mas de conclusões em que podemos confiar.

Na verdade, o que distingue a ciência de outras atividades – o que torna a ciência "rigorosa" – é que ela baseia-se não em afirmações, que são simplesmente asserções, mas (i) em conclusões resultantes de investigações (como temos visto, de uma ampla variedade de tipos) realizadas com o propósito expresso de extrair aquelas conclusões, e (ii), até mais importante, em conclusões às quais pode estar vinculado um nível de confiança, medido em uma escala reconhecida. Esses pontos estão complementados nos Quadros 1.2 e 1.3.

ecólogos devem pensar além

As análises estatísticas são executadas após a coleta dos dados, auxiliando na sua interpretação. No entanto, não existe ciência realmente de qualidade sem previsão. Os ecólogos, como todos os cientistas, precisam saber o que estão fazendo e por que estão fazendo isto *enquanto* estão fazendo. Isso é completamente óbvio em um nível geral; ninguém espera ecólogos fazendo do seu trabalho algum tipo de deslumbramento. Contudo, talvez não seja tão óbvio que os ecólogos deveriam saber como estão analisando seus dados, estatisticamente, não somente após os terem coletado nem enquanto estão coletando, mas mesmo antes de começar a coletá-los. Os ecólogos devem planejar, para ter segurança de que coletaram o tipo correto e a quantidade suficiente de dados, a fim de direcionar as questões que esperam resolver.

a ecologia se baseia em amostras representativas

Os ecólogos tipicamente procuram tirar conclusões globais a respeito de grupos de organismos: qual é a taxa de natalidade dos ursos do Parque Yellowstone? Qual é a densidade de ervas daninhas em uma lavoura de trigo? Qual é a taxa de absorção de nitrogênio de árvores jovens em um viveiro? Procedendo desse modo, só muito raramente podemos examinar todos os indivíduos de um grupo ou toda a área a ser amostrada; por isso, devemos confiar no que esperamos que sejam amostras *representativas* do grupo ou hábitat como um todo. Na verdade, mesmo se examinamos um grupo na sua totalidade (podemos examinar todos os peixes de um pequeno lago, digamos), estamos provavelmente buscando tirar conclusões gerais dele: podemos esperar que o peixe no "nosso" pequeno lago possa nos revelar algo sobre peixes daquela espécie em pequenos lagos daquele tipo de modo geral. Resumindo,

1.2 ASPECTOS QUANTITATIVOS

Interpretando probabilidades

Valores de *P*

Ao final de um teste estatístico, o termo mais frequentemente utilizado para medir a força das conclusões extraídas é um valor de *P* ou nível de probabilidade. É importante compreender o que são os valores *P*. Suponha que estamos interessados em confirmar se abundâncias altas de um inseto-praga no verão estão associadas a temperaturas altas na primavera anterior; suponha que os dados que temos para avaliar essa questão consistem em abundâncias de insetos de verão e temperaturas médias de primavera para um determinado número de anos. Podemos razoavelmente esperar que a análise estatística de nossos dados permita concluir, com um grau de confiança estabelecido, que há uma associação ou que não existem motivos para acreditar em uma associação (Figura 1.3).

Hipótese nula

Para a realização de um teste estatístico, precisamos primeiro de uma hipótese nula, que simplesmente indica a inexistência de associação, ou seja, nenhuma associação entre abundância de insetos e temperatura. O teste estatístico gera, então, uma probabilidade (um valor de *P*), que permite saber, a partir de um conjunto de dados como o nosso, se a hipótese nula está correta.

Suponha que os dados fossem como os da Figura 1.3a. A probabilidade gerada por um teste de associação aplicado sobre esses dados é $P = 0,5$ (equivalente a 50%). Isso significa que, se a hipótese nula estiver realmente correta (nenhuma associação), 50% de estudos como o nosso geraria tal conjunto de dados ou, até mesmo, mais distante da hipótese nula. Desse modo, se não houver associação, nada seria notável nesse conjunto de dados e não teríamos confiança em afirmar que houve uma associação.

Suponha, contudo, que os dados fossem como aqueles da Figura 1.3b, na qual o valor de *P* gerado é $P = 0,001$ (0,1%). Isso significaria que tal conjunto de dados pode ser esperado apenas em 0,1% de estudos similares se realmente não houver associação. Em outras palavras, de certo modo muito improvável ocorreu ou houve uma associação entre abundância de insetos e temperatura de primavera. Assim, já que por definição não esperamos eventos altamente improváveis, podemos ter um alto grau de confiança na afirmação de que houve uma associação entre abundância e temperatura.

Teste de significância

Ainda assim, 50% e 0,01% facilitam as coisas para nós. Onde, entre os dois, devemos fixar o limite? Não existe uma resposta objetiva para isso e, desse modo, cientistas e estatísticos convencionaram um teste de significância, segundo o qual, se *P* é menor do que 0,05 (5%), escrito $P < 0,05$ (p. ex., Figura 1.3d), então os resultados são descritos como estatisticamente significativos e a confiança pode ser colocada no efeito que está sendo examinado (no nosso caso, a associação entre abundância e temperatura). Por outro lado, se $P > 0,05$, não há base estatística para pretender que o efeito exista (p. ex., Figura 1.3c). Uma elaboração posterior da convenção frequentemente descreve os resultados com $P < 0,01$ como "altamente significativo".

Resultados "insignificantes"?

Naturalmente, alguns efeitos são fortes (por exemplo, existe uma sólida associação entre a massa corporal da população e sua altura) e outros são fracos (a associação entre a massa corporal da população e o risco de doença cardíaca é real mas fraca, uma vez

▶

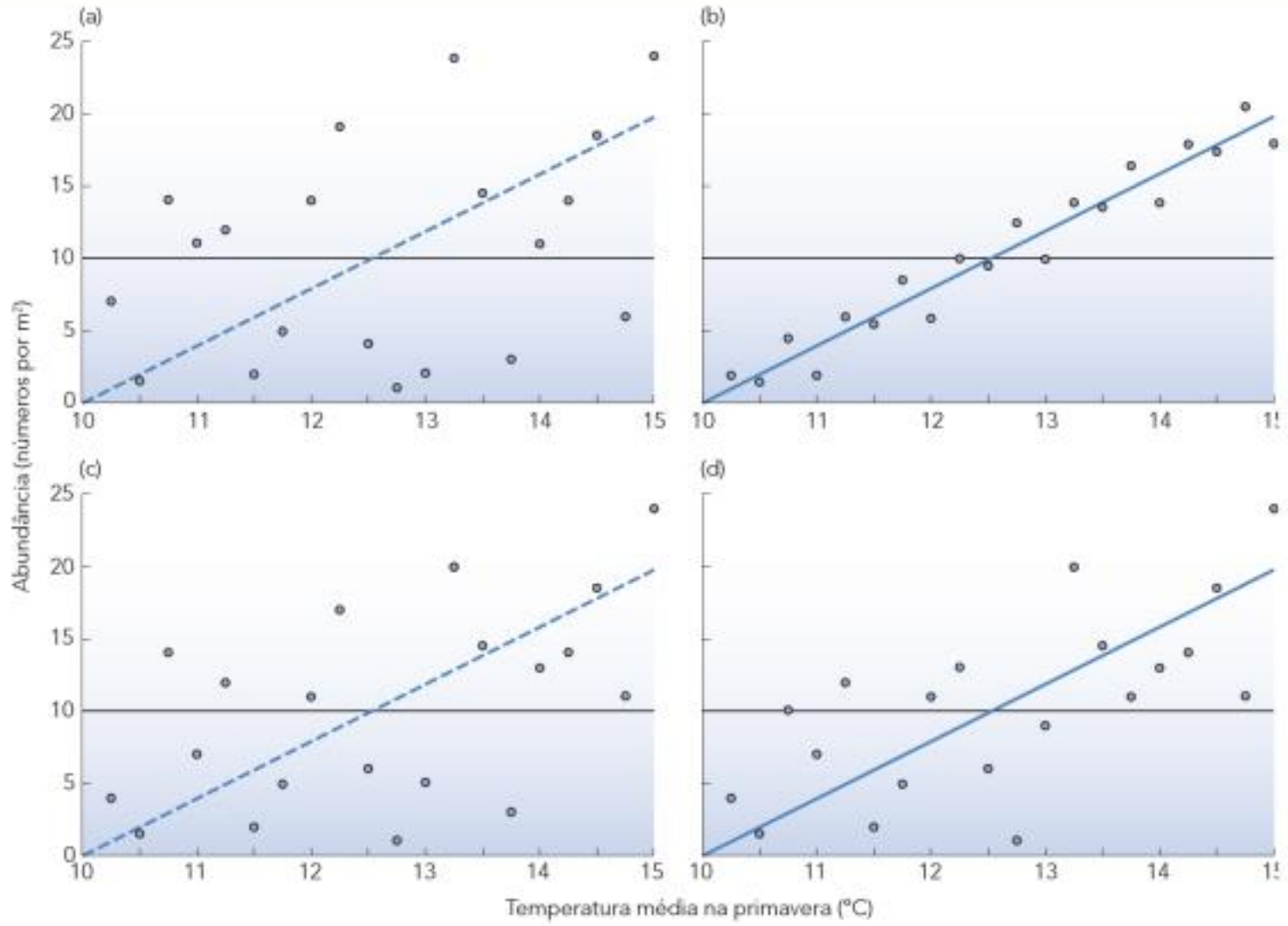


Figura 1.3

Os resultados de quatro estudos hipotéticos sobre a relação entre a abundância de um inseto-praga no verão e a temperatura média na primavera precedente. Em cada caso, os pontos são dados de fato coletados. As linhas horizontais representam a hipótese nula – de que não existe associação entre abundância e temperatura e, assim, a melhor estimativa de abundância esperada de insetos, independentemente da temperatura da primavera, é a abundância média de insetos em geral. A linha oblíqua é a linha de melhor ajuste aos dados, que em cada caso oferece alguma sugestão de que a abundância cresce com a temperatura. Entretanto, se podemos ter confiança em concluir que a abundância cresce com a temperatura, depende, como está explicado no texto, dos testes estatísticos aplicados aos conjuntos de dados. (a) A sugestão de uma relação é fraca ($P = 0,5$). Não existem bons motivos para concluir que a relação verdadeira difere daquela suposta pela hipótese nula e não há motivos para concluir que a abundância está relacionada com a temperatura. (b) A relação é forte ($P = 0,001$) e podemos concluir com confiança que a abundância aumenta com a temperatura. (c) Os resultados são sugestivos ($P = 0,1$), mas a partir deles não é possível concluir com segurança que a abundância aumenta com a temperatura. (d) Os resultados não são muito diferentes dos de (c), mas são suficientemente fortes ($P = 0,04$, i.e., $P < 0,05$) para concluir com segurança que a abundância aumenta com a temperatura.

que a massa é apenas um de muitos fatores importantes). São necessários mais dados para dar suporte a um efeito fraco do que a um forte. Uma conclusão óbvia mas muito importante resulta disso: um valor de *P*, em um estudo ecológico, maior do que 0,05 (falta de significância estatística) pode significar um dos dois caminhos:

1. Realmente não existe efeito de importância ecológica.
2. Simplesmente, os dados não são suficientemente bons ou não são suficientes para sustentar o efeito, ainda que ele exista, possivelmente porque o efeito é real mas fraco; por isso, são necessários mais dados, mas eles não foram coletados.

Cotando valores de *P*

Além disso, aplicando a convenção, estrita e dogmaticamente, significa que, quando $P = 0,06$, a conclusão é "não foi estabelecido nenhum efeito"; quando $P = 0,04$, a conclusão é "existe um efeito significativo". Apesar disso, é requerida muito pouca diferença nos dados, para mover um valor de *P* de 0,04 para 0,06. Por esse motivo, é muito melhor cotar valores de *P* exatos, especialmente quando eles excedem a 0,05, e considerar conclusões em termos de sombras de cinza, em vez de preto e branco, de "efeito comprovado" e "sem efeito". Particularmente, valores de *P* próximos, mas não menores do que 0,05, sugerem que algo parece estar ocorrendo; eles indicam, mais do que qualquer outra coisa, que é necessário coletar mais dados a fim de que nossa confiança nas conclusões possa ser estabelecida mais claramente.

Por todo este livro, são descritos estudos de um amplo espectro de tipos, e seus resultados, frequentemente, têm valores de *P* agregados a eles. Naturalmente, como este é um livro-texto, os estudos foram selecionados porque seus resultados são significantes. Contudo, é importante ter em mente que afirmações repetidas $P < 0,05$ e $P < 0,01$ significam que estes são estudos onde (i) foram coletados dados suficientes para estabelecer uma conclusão na qual podemos confiar, (ii) que a confiança foi estabelecida por meios acordados (teste estatístico) e (iii) que a confiança é medida em uma escala acordada e interpretável.

1.3 ASPECTOS QUANTITATIVOS

Agregando confiança aos resultados

Erros-padrão e intervalos de confiança

Na sequência do Quadro 1.2, uma outra maneira de avaliar a significância de resultados, e a confiança neles, é por meio da referência aos erros-padrão. Mais uma vez simplesmente determinados, os testes estatísticos com frequência permitem que os erros-padrão sejam agregados aos valores médios calculados de um conjunto de observações ou às inclinações de linhas como as da Figura 1.3. Tais valores médios ou inclinações, na melhor das hipóteses, sempre podem ser apenas estimativas do "verdadeiro" valor médio ou verdadeira inclinação, pois são calculados a partir de dados que representam apenas uma amostra de todos os itens imagináveis de dados que podem ser coletados. O erro-padrão, então, estabelece uma faixa ao redor da média estimada (ou inclinação, etc.), dentro da qual pode ser esperada a ocorrência da verdadeira média, com uma probabilidade determinada. Particularmente, existe uma probabilidade de 95% de que a verdadeira média situe-se dentro de aproximadamente dois erros-padrão (2 EP) da média estimada; isto é chamado de *intervalo de confiança de 95%*.

Em consequência, quando temos dois conjuntos de observações, cada um com seu próprio valor médio (por exemplo, o número de sementes produzidas por plantas de dois locais – Figura 1.4), os erros-padrão nos permitem avaliar se as médias são estatisticamente diferentes entre si. Grosso modo, se cada média é mais do que dois erros-padrão da outra média, então a diferença entre elas é estatisticamente significativa com $P < 0,05$. Desse modo, do estudo ilustrado na Figura 1.4a, não seria seguro concluir que as plantas dos dois locais diferiram na produção de sementes. No entanto, para o estudo similar ilustrado na Figura 1.4b, as médias são aproximadamente as mesmas encontradas no primeiro estudo, assim como a separação entre elas, mas os erros-

-padrão são menores. Consequentemente, a diferença entre as médias é significativa ($P < 0,05$) e podemos concluir com confiança que as plantas dos dois locais diferiram.

Quando os erros-padrão são pequenos?

Observe que os erros-padrão grandes no primeiro estudo e, por consequência, a falta de significância estatística pode ser devido aos dados que, por alguma razão, foram mais variáveis; mas eles podem também ter sido devidos a uma amostra menor no primeiro estudo do que no segundo. Os erros-padrão são menores e é mais fácil obter significância estatística *tanto* quando os dados são mais consistentes (menos variáveis) *quanto* quando existem mais dados.

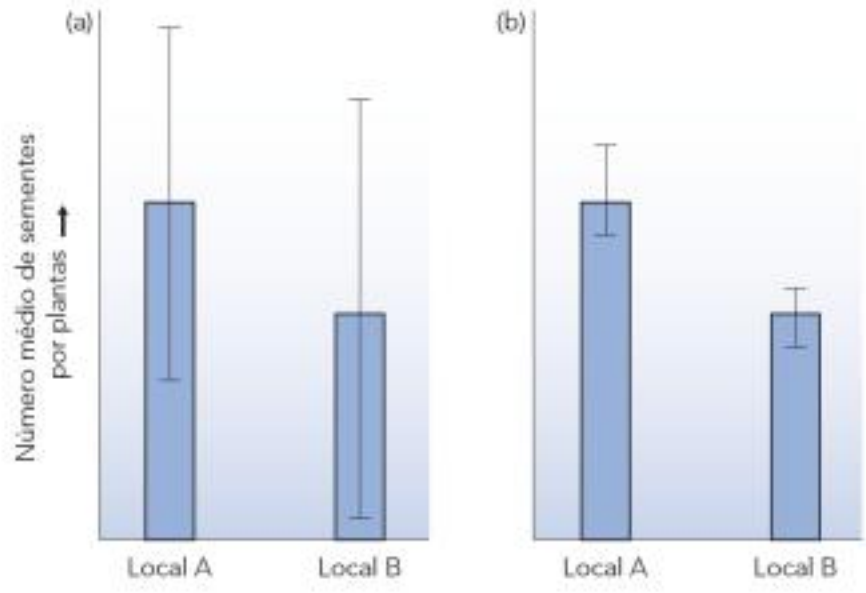


Figura 1.4
Resultados de dois estudos hipotéticos, em que foi comparada a produção de sementes de plantas procedentes de dois locais diferentes. Em todos os casos, as alturas das barras representam a produção média de sementes da amostra de plantas examinadas e as linhas que atravessam as barras estendem um EP acima e abaixo delas. (a) Embora as médias sejam diferentes, os erros-padrão são relativamente grandes e não seria seguro concluir que a produção de sementes diferiu entre os locais ($P = 0,4$). (b) As diferenças entre as médias são muito similares àquelas em (a), mas os erros-padrão são muito menores e pode ser concluído com confiança que as plantas dos dois locais diferiram quanto à produção de sementes ($P < 0,05$).

a ecologia confia na obtenção de estimativas a partir de amostras representativas. Isso está desenvolvido no Quadro 1.4.

1.3 Ecologia na prática

Nas seções anteriores, estabelecemos, de maneira geral, como a compreensão ecológica pode ser obtida e como ela pode ser empregada para nos auxiliar a prever, manejar e controlar sistemas ecológicos. Entretanto, a prática de ecologia é mais fácil de ser dita do que de ser feita. Para descobrir os problemas reais enfrentados pelos ecólogos e como eles tentam resolvê-los, é melhor considerar, em um certo detalhe, alguns projetos reais de pesquisa. Ao ler sobre os problemas a seguir, você deve ter em mente como eles esclarecem nossos três pontos principais: (i) fenômenos ecológicos ocorrem em uma variedade de escalas; (ii) a evidência ecológica provém de uma variedade de

1.4 ASPECTOS QUANTITATIVOS

Estimativa: amostragem, acurácia e precisão

A discussão nos Quadros 1.2 e 1.3, a respeito de quando os erros-padrão serão pequenos ou grandes ou quando nossa confiança em conclusões será forte ou fraca, tem implicações não somente para a interpretação de dados após eles terem sido coletados. Ela transmite também uma mensagem sobre o planejamento da coleta de dados. Ao empreender um programa de amostragem para coleta de dados, o objetivo é satisfazer um número de critérios:

1. Que as estimativas sejam acuradas ou não tendenciosas: isto é, nem sistematicamente muito altas nem muito baixas, como resultado de alguma falha no programa.
2. Que as estimativas tenham limites de confiança tão estreitos (como precisos) quanto possíveis.
3. Que o tempo, dinheiro e esforço humano investidos no programa sejam empregados tão efetivamente quanto possível (porque eles são sempre limitados).

Acaso e amostragem estratificada ao acaso

Para compreender estes critérios, considere um outro exemplo hipotético. Suponha que estamos interessados na densidade de uma determinada erva daninha (p. ex., aveia selvagem) em uma lavoura de trigo. Para evitar tendenciosidade, é necessário garantir que cada parte da lavoura tenha chance igual de ser selecionada para amostragem. Por isso, as unidades amostrais devem ser selecionadas ao acaso. Podemos, por exemplo, dividir a lavoura em uma grade dimensionada, dispor ao acaso pontos sobre a grade e contar os indivíduos de aveia selvagem dentro de um raio de 50 cm do ponto selecionado na grade. Este método não tendencioso pode ser comparado com um plano para amostrar apenas ervas daninhas localizadas entre fileiras de plantas de trigo, dando uma estimativa muito alta, ou localizadas nas fileiras, dando uma estimativa muito baixa (Figura 1.5a).

Lembre, no entanto, que amostras ao acaso não são tomadas como um fim em si mesmas, mas porque a casualidade é um meio de amostragem verdadeiramente representativo. Assim, unidades amostrais escolhidas ao acaso podem estar concentradas, por chance, em uma determinada parte da lavoura, que, desconhecida para nós, não é representativa da área como um todo. Por esse motivo, é muitas vezes preferível empreender a *amostragem estratificada ao acaso*, em que, neste caso, a lavoura é dividida em um número de partes de tamanhos iguais (*estratos*) e é tomada uma amostra ao acaso de cada uma. Dessa maneira, a cobertura de toda a lavoura é uniforme, sem o risco da tendenciosidade de selecionar locais particulares para amostragem.

Separando subgrupos e dirigindo esforço

Contudo, suponha agora, que a metade da lavoura tenha uma inclinação voltada para sudeste e a outra metade, uma inclinação voltada para sudoeste, e sabemos que aspecto (de que maneira a inclinação está voltada) afeta consideravelmente a densidade de ervas daninhas. A amostragem ao acaso (ou amostragem estratificada ao acaso) deve, ainda assim, fornecer uma estimativa não tendenciosa de densidade para toda a lavoura, mas para um determinado investimento em esforço o intervalo de confiança para a estimativa será desnecessariamente alto. Para ver por que, considere a Figura 1.5b. Os valores individuais de amostras caem em dois grupos, a uma distância substancial separada da escala de densidade: alta, da inclinação

▶

sudoeste; baixa (na maior parte, zero), da inclinação sudeste. A densidade média estimada está junto à média verdadeira (ela é acurada), mas a variação entre amostras leva a um intervalo de confiança muito grande (ele não é muito preciso).

Se, no entanto, reconhecemos a diferença entre as duas inclinações e as tratamos separadamente desde o início, obtemos então médias para cada uma com intervalos de confiança muito menores. Além disso, se determinarmos a média daquelas e combinarmos seus intervalos de confiança para obter uma estimativa de toda a lavoura, o intervalo fica também muito menor do que anteriormente (Figura 1.5b).

Contudo, nosso esforço foi direcionado sensatamente, com números iguais de amostras da inclinação a sudoeste, onde existem lotes de ervas daninhas, e da inclinação a sudeste, onde virtualmente não há nenhum? A resposta é não. Lembre que intervalos de confiança estreitos surgem da combinação de um grande número de pontos de dados e pequena variabilidade intrínseca (Quadro 1.3). Desse modo, se nossos esforços foram direcionados principalmente para amostrar a inclinação a sudoeste, o aumento da quantidade de dados teria diminuído visivelmente o intervalo de confiança (Figura 1.5c), enquanto a menor amostragem da inclinação a sudeste teria feito muito pouca diferença ao intervalo de confiança, devido à baixa variabilidade intrínseca. A direção cuidadosa de um programa de amostragem pode claramente aumentar a precisão total de um dado investimento em esforço. Além disso, programas de amostragem deveriam, quando possível, identificar subgrupos biologicamente distintos (machos e fêmeas, velhos e jovens, etc.) e tratá-los separadamente, mas amostrar ao acaso dentro dos subgrupos.

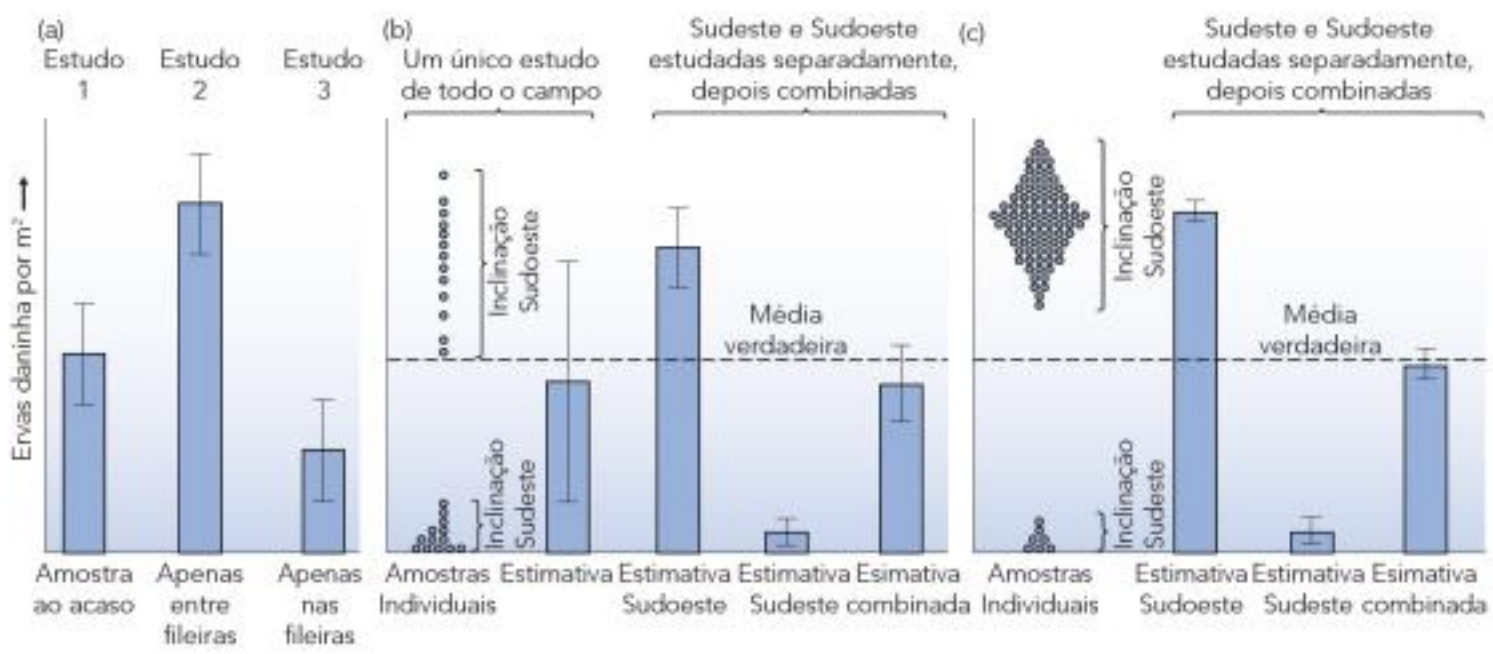


Figura 1.5

Resultados de programas hipotéticos para estimar a densidade de ervas daninhas em uma lavoura de trigo. (a) Os três estudos têm precisão igual (intervalos de confiança de 95%), mas apenas o primeiro (de uma amostra ao acaso) é acurado. (b) No primeiro estudo, amostras individuais de partes diferentes da lavoura (sudeste e sudoeste) caem em dois grupos (esquerda); assim, a estimativa, embora acurada, não é precisa (direita). No segundo estudo, as estimativas separadas para sudeste e sudoeste são acuradas e precisas – como é a estimativa para toda a lavoura, obtida pela combinação delas. (c) Continuando de (b), a maioria do esforço de amostragem é direcionada para sudoeste, reduzindo lá o intervalo de confiança, mas com efeito pequeno sobre o intervalo de confiança para sudeste. O intervalo global, por essa razão, é reduzido: a precisão foi melhorada.

fontes diferentes; e (iii) a ecologia confia na evidência verdadeiramente científica e na aplicação da estatística. Todos os outros capítulos deste livro contêm descrições de estudos similares, mas no contexto de um levantamento sistemático das forças motoras em ecologia (Capítulos 2-11) ou da aplicação desse conhecimento para resolver problemas aplicados (Capítulos 12-14). Por ora, nos satisfazemos em buscar uma apreciação de como quatro equipes de pesquisa têm desenvolvido suas atividades.

1.3.1 A truta marrom na Nova Zelândia: efeitos sobre indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas

É raro, em um estudo, abranger mais do que um ou dois dos quatro níveis da hieraquia biológica (indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas). Na maior parte do século XX, ecofisiologistas e ecólogos comportamentais (estudando indivíduos), estudiosos de dinâmica populacional, comunidades e ecossistemas tenderam a seguir caminhos separados, fazendo perguntas diferentes de maneiras distintas. Seja como for, não há dúvida de que, em última análise, nossa compreensão será aumentada consideravelmente quando os vínculos entre todos esses níveis se tornarem claros – um ponto que pode ser ilustrado pelo exame do impacto da introdução de um peixe exótico em riachos na Nova Zelândia.

Apreciadas pelo desafio que oferecem aos pescadores, as trutas marrons (*Salmo trutta*), transportadas da Europa, onde são nativas, para todo o mundo, foram introduzidas na Nova Zelândia em 1867, e populações autossustentáveis lá são encontradas em muitos riachos, rios e lagos. Até bem recentemente, poucas pessoas preocupavam-se com invertebrados e peixes nativos na Nova Zelândia, de modo que dispomos de pouca informação sobre alterações na ecologia de espécies nativas após a introdução da truta. Não obstante, a truta tem colonizado alguns riachos, mas não outros. Por isso, podemos aprender muito por comparação da ecologia atual de riachos contendo truta com aqueles ocupados por peixes nativos não migratórios do gênero *Galaxias* (Figura 1.6).

(a)

(b)

CORTESIA DE ANGUS MCINTOSH

Figura 1.6

(a) Uma truta marrom e (b) um peixe *Galaxias* em um riacho da Nova Zelândia: o *Galaxias* nativo está se escondendo do predador introduzido?

o nível individual – consequências do comportamento alimentar de invertebrados

Ninfas de efemerópteros de espécies variadas comumente se alimentam de algas microscópicas que crescem em leitos de riachos da Nova Zelândia, mas existem algumas diferenças notáveis em seus ritmos de atividade, dependendo se elas estão em ambientes de *Galaxias* ou de truta. Em um experimento, ninfas coletadas de um ambiente de truta e colocadas em pequenos canais artificiais em laboratório foram menos ativas durante o dia do que à noite, enquanto aquelas coletadas de um riacho com *Galaxias* foram ativas de dia e à noite (Figura 1.7a). Em outro experimento, com outra espécie de efemerópteros, foram feitos registros de indivíduos visíveis à luz do dia sobre a superfície de seixos em canais artificiais colocados em um riacho real. Cada um desses tratamentos foi replicado três vezes – sem peixe nos canais, presença de truta e presença de *Galaxias*. A atividade diária foi significantemente reduzida na presença de qualquer uma das duas espécies de peixe – mas, de modo mais acentuado, quando a truta estava presente (Figura 1.7b).

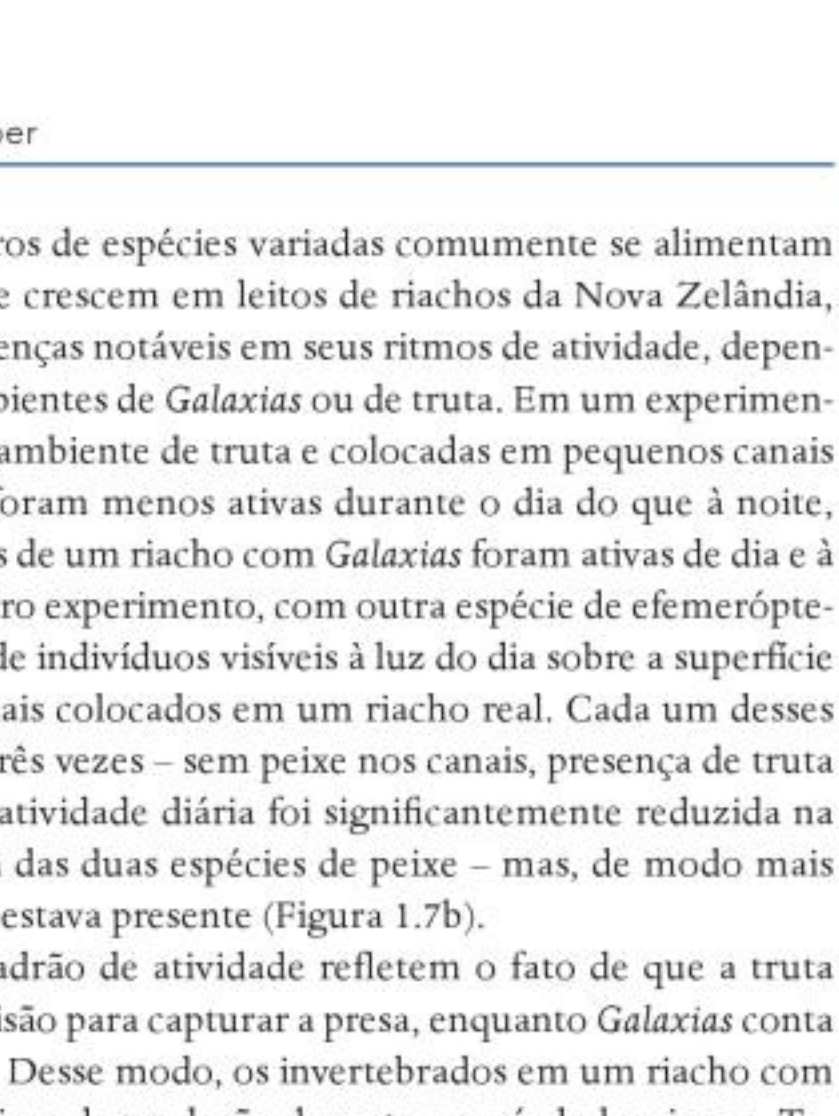
Essas diferenças no padrão de atividade refletem o fato de que a truta confia principalmente na visão para capturar a presa, enquanto *Galaxias* conta com estruturas mecânicas. Desse modo, os invertebrados em um riacho com truta correm muito mais risco de predação durante o período luminoso. Todas essas conclusões são mais consistentes porque elas derivam das condições controladas de um experimento de laboratório e das circunstâncias de um experimento de campo, mais realista, porém mais variável.

o nível da população – a truta marrom e a distribuição de peixes nativos

No Rio Taieri, na Nova Zelândia, foram selecionados 198 locais, de maneira estratificada, escolhendo-se ao acaso riachos de dimensões similares em cada um dos três tributários de cada uma das oito sub-bacias do rio. Foi to-

Figura 1.7

(a) Número médio (± EP) de ninfas do efemeróptero *Nesameletus ornatus*, coletadas de um riacho com truta ou um riacho com Galaxias, que foram registradas com câmera de vídeo sobre a superfície do substrato em canais de corrente em laboratório, durante o dia e a noite (na ausência de peixes). (b) Número médio (± EP) de ninfas do efemeróptero *Deleatidium*, observadas sobre a superfície superior de seixos durante a noitinha, em canais (colocados em um riacho real) sem peixe, com truta ou com *Galaxias*. A presença de um peixe desestimula os efemerópteros de emergirem durante o dia, mas as trutas apresentam um efeito muito maior do que *Galaxias*. Em todos os casos, os desvios-padrão foram suficientemente pequenos para que as diferenças fossem estatisticamente significativas ($P < 0,05$).



(a) ADAPTADA DE MCINTOSH & TOWNSEND, 1994; (b) ADAPTADA DE MCINTOSH & TOWNSEND, 1996

mado o cuidado de não serem escolhidos locais de fácil acesso (próximos a rodovias ou pontes), para não haver influência nos resultados. Os locais foram classificados como: (i) sem peixe, (ii) contendo apenas *Galaxias*, (iii) contendo apenas truta e (iv) contendo *Galaxias* e truta. Em cada local, foram medidas algumas variáveis (profundidade do riacho, velocidade do fluxo, concentração de fósforo na água do riacho, percentagem do leito do riacho composto de seixos, etc.). Um procedimento estatístico, denominado análise discriminante múltipla, foi então utilizado para determinar que variáveis ambientais, ou se todas, distinguem um tipo de local do outro. As médias e os erros-padrão dessas variáveis ambientais estão apresentados na Tabela 1.1.

As trutas ocorreram quase invariavelmente abaixo de quedas d'água que eram suficientemente grandes para impedir sua migração a montante; elas ocorreram predominantemente em elevações baixas porque os locais sem quedas d'água a jusante tenderam a estar em elevação mais baixa. Os locais contendo *Galaxias* (ou sem peixe) situaram-se sempre a montante de uma ou várias quedas d'água grandes. Os poucos locais com truta e *Galaxias* situaram-se abaixo de quedas d'água, em elevações intermediárias e com leitos contendo seixos; a natureza instável dos leitos desses riachos pode ter promovido a coexistência (em densidades baixas) dessas duas espécies. Esse estudo descritivo em nível populacional, por isso, beneficia-se de um experimento "natural" (riachos contendo truta ou *Galaxias*) para determinar o efeito da introdução da truta. A razão mais provável para a limitação de populações de *Galaxias* em locais a montante de quedas d'água, que são inacessíveis à truta, é a predação direta do peixe nativo pela truta abaixo das quedas d'água (em um aquário de laboratório, foi registrado que uma única truta pequena consome 135 filhotes de *Galaxias* por dia).

a comunidade – truta marrom causa uma cascata de efeitos

Não é surpreendente que um predador exótico, tal como a truta, tenha efeitos diretos sobre a distribuição de *Galaxias* ou efemeróptero. No entanto, podemos indagar se essas mudanças têm consequências na comunidade, com efeito em cascata sobre outras espécies. Nas comunidades de riachos, relativamente pobres em espécies, no sul da Nova Zelândia, os vegetais estão repre-

Tabela 1.1

Médias e erros-padrão (entre parênteses) de variáveis discriminantes importantes para classes de assembléias de peixes em 198 locais do Rio Taieri. Em particular, compare as classes "somente *Galaxias*" e "somente truta marrom". *Galaxias* são encontradas se há grandes quedas d'água a jusante do sítio (e a elevações relativamente altas onde o leito do riacho apresenta uma representação intermediária de seixos). A truta marrom, por outro lado, geralmente ocorre onde não há quedas d'água a jusante (a elevações um pouco mais baixas e com composição de leito similar à da classe *Galaxias*).

		VARIÁVEIS		
TIPO DE SÍTIO	NÚMERO DE SÍTIOS	NÚMERO DE QUEDAS D'ÁGUA A JUSANTE	ELEVAÇÃO (M ACIMA DO NÍVEL DO MAR)	% DO LEITO COMPOSTO DE SEIXOS
Somente truta marrom	71	0,42 (0,05)	324 (28)	18,9 (2,1)
Somente *Galaxias*	64	12,3 (2,05)	567 (29)	22,1 (2,8)
Sem peixe	54	4,37 (0,64)	339 (31)	15,8 (2,3)
Truta + *Galaxias*	9	0,0 (0)	481 (53)	46,7 (8,5)

ADAPTADA DE TOWNSEND & CROWL, 1991

sentados principalmente por algas que crescem sobre os seus leitos. Estas são consumidas por diferentes larvas de insetos, que, por sua vez, são predados por invertebrados e peixes. Como vimos, tem havido substituição de *Galaxias* por truta em muitos desses riachos. Foi realizado um experimento envolvendo fluxo através de canais artificiais (vários metros de comprimento, com rede nas extremidades, para impedir a saída de peixes mas possibilitar a colonização natural por invertebrados) colocados em um riacho real, para determinar se a truta afeta a teia alimentar do riacho diferentemente de *Galaxias* que foi desalojada. Foram estabelecidos três tratamentos (sem peixe, presença de *Galaxias*, presença de truta; com densidades de ocorrência natural) em cada um dos vários blocos casualizados localizados em um trecho do riacho, sendo de mais de 50 m a distância entre os blocos. Foi permitida a colonização por algas e invertebrados durante 12 dias antes da introdução dos peixes. Após um período adicional de 12 dias, os invertebrados e as algas foram amostrados (Figura 1.8).

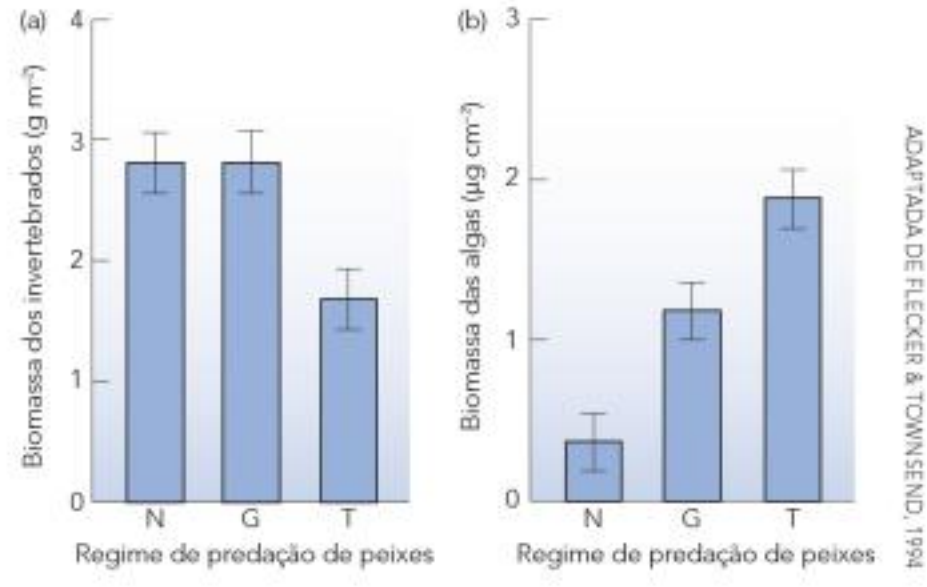
Foi evidente um efeito significante da truta sobre a redução da biomassa de invertebrados ($P = 0{,}026$), mas a presença de *Galaxias* não reduziu a biomassa de invertebrados em relação ao controle sem peixe. A biomassa das algas, talvez não surpreendentemente, alcançou seus valores mais altos no tratamento com truta ($P = 0{,}02$). Fica evidente que a truta tem um efeito mais pronunciado do que *Galaxias* sobre os invertebrados herbívoros e, assim, sobre a biomassa das algas. O efeito indireto da truta sobre as algas ocorre parcialmente por meio da redução da densidade de invertebrados, mas também porque ela restringe o comportamento consumidor dos invertebrados que estão presentes (ver Figura 1.7b).

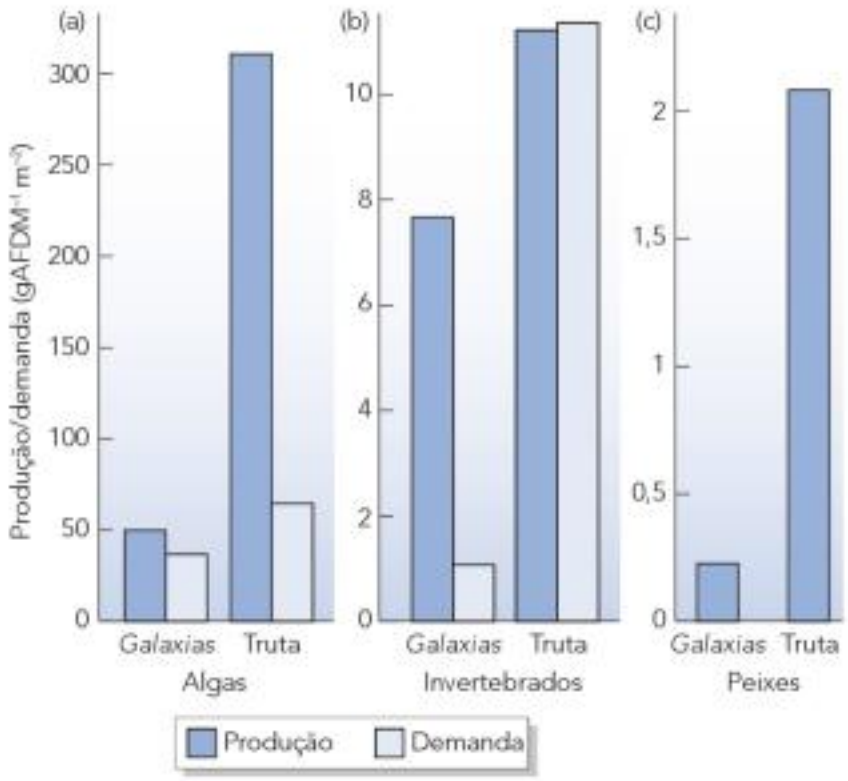
o ecossistema – a truta e o fluxo energético

A sequência de estudos mostrada anteriormente forneceu o estímulo para uma investigação energética detalhada de dois tributários vizinhos do Rio Taieri (com condições físicas e químicas muito similares), sem serem ocupados por truta e outros peixes (devido a uma queda d'água a jusante) e contendo apenas *Galaxias*. A hipótese a ser examinada era que a taxa de energia radiante absorvida através da fotossíntese das algas seria mais alta no riacho com truta, pois nele haveria menos invertebrados e, desse modo, uma menor taxa de consumo de algas. Realmente, a produção "primária" líquida anual (a taxa de produção da planta, neste caso, biomassa das algas) foi seis vezes maior no riacho com truta do que no riacho com *Galaxias* (Figura 1.9).

Figura 1.8

(a) Biomassa total dos invertebrados e (b) biomassa das algas (clorofila *a*) (± EP) de um experimento realizado no verão em um pequeno riacho na Nova Zelândia. Em réplicas experimentais nas quais a truta está presente, invertebrados pastadores são mais raros e pastam menos; dessa forma, a biomassa das algas é mais elevada. G, *Galaxias* presente; N, sem peixe; T, truta presente.





ADAPTADA DE HURYN, 1998

Figura 1.9
Estimativas anuais de "produção" de biomassa em um nível trófico e a "demanda" dessa biomassa (a quantidade consumida) no nível trófico seguinte, para: (a) produtores primários (algas), (b) invertebrados (que consomem algas) e (c) peixe (que consome invertebrados). As estimativas são para um riacho com truta e um riacho com *Galaxias*. No primeiro, a produção é mais alta em todos os níveis tróficos, porque a trutas consomem essencialmente toda a produção anual de invertebrados (b), os invertebrados consomem apenas 21% da produção primária (a). No riacho com *Galaxias*, esses peixes consomem apenas 18% da produção de invertebrados, "permitindo" aos invertebrados o consumo da maioria (75%) da produção primária anual.

Além disso, os consumidores primários (invertebrados que consomem algas) produziram biomassa nova no riacho com truta, numa taxa 1,5 vez maior do que no riacho com *Galaxias*, enquanto a própria truta produziu biomassa nova a uma taxa aproximadamente nove vezes maior do que a de *Galaxias* (Figura 1.9).

Desse modo, as algas, invertebrados e peixes são "mais produtivos" no riacho com truta do que no riacho com *Galaxias*; no entanto, *Galaxias* consome apenas cerca de 18% da produção de presa disponível a cada ano (comparado com o consumo virtual de 100% pela truta); enquanto isso, os invertebrados herbívoros consomem aproximadamente 75% da produção primária no riacho com *Galaxias* (comparado com apenas cerca de 21% no riacho com truta) (Figura 1.9). Assim, a hipótese inicial parece estar confirmada: é o forte controle dos invertebrados pela truta que libera algas para produzir e acumular biomassa a uma taxa alta.

Uma outra consequência para o ecossistema: no riacho com truta a produção primária mais alta está associada a uma taxa mais rápida de absorção, pelas algas, de nutrientes vegetais (nitrato, amônio e fosfato) de um curso d'água fluente (Simon et al., 2004).

Essa série de estudos, portanto, ilustra um pouco a variedade de caminhos que as investigações ecológicas podem seguir, bem como o espectro de níveis na hierarquia biológica que a ecologia abrange e o modo pelo qual os estudos em níveis diferentes podem servir de complemento uns para os outros. Ao mesmo tempo em que é necessário ter cautela ao se interpretar os resultados de um estudo sem réplica (apenas um riacho com truta e um riacho com *Galaxias* no "estudo sobre ecossistema"), a conclusão de que a cascata trófica é responsável pelos padrões observados em nível de ecossistema pode ser feita com alguma confiança, devido a uma variedade de outros estudos corroborativos conduzidos em níveis individual, populacional e de comunidade. Embora a truta marrom seja uma invasora exótica na Nova Zelândia e tenha causado efeitos de amplas consequências sobre a ecologia de ecossistemas nativos, ela é agora considerada uma parte valiosa da fauna, particularmente

por pescadores, e gera milhões de dólares para a nação. Muitos outros invasores têm causado dramáticos impactos econômicos negativos (Quadro 1.5).

1.5 ECONSIDERAÇÕES ATUAIS

Invasões e homogeinização da biota: isto é uma questão?

Uma análise recente concluiu que dezenas de milhares de espécies exóticas invasoras nos EUA causam perdas econômicas que totalizam 137 bilhões de dólares por ano (Pimentel et al., 2000). Na Tabela 1.2, esse total está subdividido em uma variedade de grupos taxonômicos.

Consideremos alguns invasores com consequências particularmente dramáticas. O cardo-estrelado amarelo (*Centaurea solstitalis*) hoje domina mais de 4 milhões de hectares na Califórnia, resultando na perda total de campo produtivo. Estima-se que os ratos prejudicam por ano, nos EUA, 19 bilhões de dólares de grãos estocados, assim como causam incêndios (roem fios elétricos), poluem gêneros alimentícios, propagam doenças e são predadores de espécies nativas. A carpa introduzida reduz a qualidade da água pelo aumento da turbidez, enquanto 44 espécies de peixes nativos são ameaçadas pelos invasores. A formiga-fogo-vermelho (*Solenopsis invicta*) mata aves domésticas, lagartos, serpentes e aves que nidificam no solo; só no Texas, estima-se que os danos à pecuária bovina, à vida selvagem e à saúde pública cheguem a aproximadamente 300 milhões de dólares por ano, além de 200 milhões de dólares gastos no controle. O mexilhão-zebra (*Dreissena polymorpha*), que chegou ao Lago St. Clair em Michigan em lastros de navios vindos da Europa, alcançou a maioria dos hábitats aquáticos no leste dos EUA e a expectativa é de que se propague por todo o país nos próximos 20 anos. As grandes populações que se desenvolvem ameaçam moluscos nativos e outros animais, não somente pela redução de alimento e disponibilidade de oxigênio, mas também pelo abafamento físico deles. Os moluscos também invadem e bloqueiam canos d'água, de modo que são gastos milhões de dólares para retirá-los de caixas d'água e instalações geradoras de hidroeletricidade. No total, as pragas de plantas de lavoura, incluindo ervas daninhas, insetos e patógenos, provocam os maiores

Tabela 1.2

Custos anuais estimados (bilhões de dólares) associados a organismos invasores nos EUA.

TIPO DE ORGANISMO	NÚMERO DE INVASORES	PRINCIPAIS ORGANISMOS INVASORES	PERDA E DANO	CUSTOS PARA CONTROLE	CUSTOS TOTAIS
Plantas	5.000	Ervas daninhas de lavouras	24,4	9,7	34,1
Mamíferos	20	Ratos e gatos	37,2	ND	37,2
Aves	97	Pombos	1,9	ND	1,9
Répteis e anfíbios	53	"Brown tree snake"	0,001	0,005	10,006
Peixes	138	Carpa	1,0	ND	1,0
Artrópodes	4.500	Pragas de lavoura	17,6	2,4	20,0
Moluscos	88	Moluscos bivaldes asiáticos	1,2	0,1	1,3
Micróbios (patógenos)	> 20.000	Patógenos de lavouras	32,1	9,1	41,2

ND, não disponível.
ADAPTADA DE PIMENTEL ET AL., 2000.

Material com direitos autorais

custos econômicos. Os organismos importados causadores de doenças humanas, particularmente vírus de HIV e influenza, provocam um custo de 6,5 bilhões de dólares no tratamento e resultam em 40 mil óbitos por ano (ver Pimentel et al., 2000, para mais detalhes e referências).

Nos tempos recentes, a globalização tem sido a ideologia econômica prevalente. Da globalização da biota, em que invasores bem-sucedidos são movidos ao redor do mundo, frequentemente provocando extinção de espécies locais, pode ser esperado que leve a uma homogeneização da biota do mundo (Lövei [1997] se refere ao tema de uma maneira pitoresca como "MacDonaldização" da biosfera). A homogeneização biótica é uma questão? Por quê?

© GREG HODSON, VISUALS UNLIMITED 126948

Cardo-estrelado amarelo, *Centaurea solstitialis*.

© VISUALS UNLIMITED/OMNR 127038

Mexilhões-zebra, *Dreissena polymorpha*.

© VISUALS UNLIMITED/ARS 127002

Formigas-fogo-vermelho, *Solenopsis*.

1.3.2 Sucessões em campos abandonados em Minnesota: um estudo no tempo e no espaço

"Sucessão ecológica" é um conceito que deve ser familiar a muitos que tenham simplesmente feito uma caminhada no campo aberto: a ideia de que um hábitat, recentemente criado ou que tenha sido aberto por um distúrbio, seja colonizado sucessivamente por uma variedade de espécies que aparecerão e desaparecerão numa reconhecível sequência repetível. No entanto, a familiaridade difundida com a ideia não significa que compreendemos totalmente os processos que governam ou promovem o ajuste fino de sucessões. A compreensão é importante não só porque a sucessão é uma das forças fun-

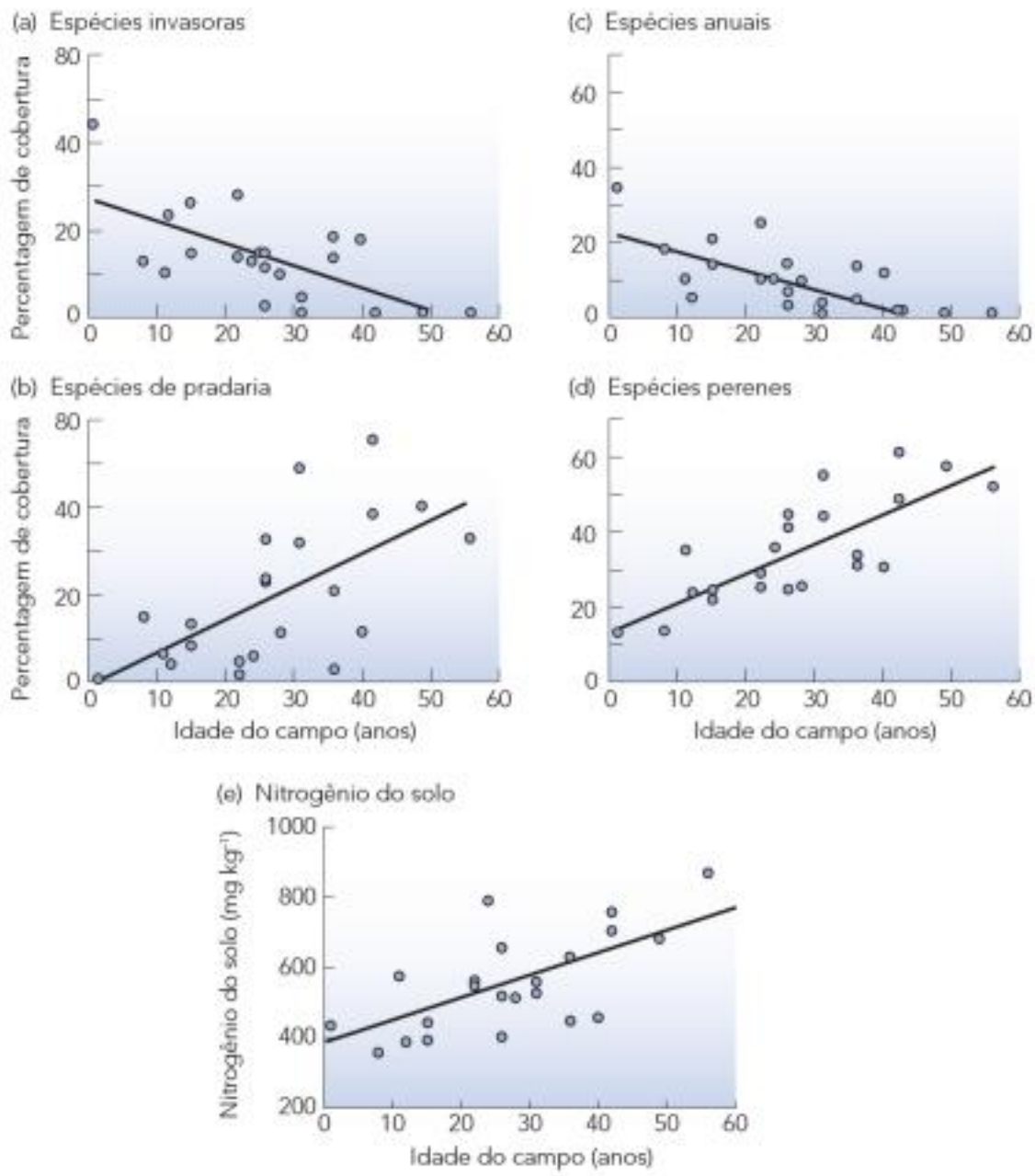
damentais da estruturação de comunidades ecológicas, mas também porque os distúrbios humanos sobre comunidades naturais têm se tornado sempre mais frequentes e profundos; precisamos saber como as comunidades podem responder e, esperançosamente, se recuperar a partir desses distúrbios, e como podemos auxiliar nessa recuperação.

Um foco particular no estudo de sucessão tem sido antigos campos agrícolas no leste dos EUA, abandonados pelos agricultores que se deslocaram para o oeste em busca de "campos frescos e pastagens novas". Um desses locais é hoje a Cedar Creek Natural History Area, aproximadamente 50 km ao norte de Minneapolis, Minnesota. A área foi primeiramente colonizada por europeus em 1856 e inicialmente submetida ao abate seletivo de árvores para exploração de madeira. A derrubada para cultivo começou, então, por volta de 1885 e a terra foi primeiramente cultivada entre 1900 e 1910. Hoje existem campos que ainda estão sendo cultivados e outros que foram abandonados em épocas diferentes a partir da metade da década de 1920. O cultivo levou ao esgotamento de nitrogênio de solos já naturalmente pobres nesse importante nutriente para as plantas.

o uso de experimentos naturais...

Em primeiro lugar, os estudos em Cedar Creek ilustram o valor de "experimentos naturais". Para entendermos a sequência sucessional de plantas que ocorrem em campos nos anos subsequentes ao abandono, *poderíamos* planejar uma manipulação artificial, sob nosso controle, em que os campos atualmente sob cultivo foram "forçosamente" abandonados e as suas comunidades repetidamente amostradas no futuro. (Precisaríamos de uma certa quantidade de campos porque um único campo poderia ser atípico, enquanto vários nos permitiriam calcular os valores médios para, digamos, o "número de espécies novas por ano" e estabelecer intervalos de confiança em torno dessas médias.) Contudo, os resultados desses experimentos levariam décadas para serem acumulados. A alternativa do experimento natural, por isso, é ater-se ao fato de que já existem registros desde quando os antigos campos foram abandonados. Isso foi o que Tilman e seu grupo fizeram. Assim, a Figura 1.10 apresenta dados de um grupo de 22 campos antigos, amostrados em 1983, tendo sido abandonados em épocas variadas entre 1927 e 1982 (i.e., entre 1 e 56 anos antes da amostragem). Interpretados cautelosamente, eles podem ser tratados como 22 "instantâneos fotográficos" do processo contínuo de sucessão em campos antigos em Cedar Creek em geral, mesmo que cada campo seja levantado apenas uma vez.

Os números que representam as mudanças durante a sucessão evidenciam tendências estatisticamente significativas, conforme se verifica nas figuras. Durante os 56 anos, a cobertura de espécies "invasoras" (principalmente ervas daninhas agrícolas) decresceu (Figura 1.10a), enquanto aumentou a cobertura de espécies oriundas de campos vizinhos (Figura 1.10b): as nativas recuperaram seu terreno. De aplicabilidade geral, a cobertura de espécies anuais decresceu ao longo do tempo, enquanto a cobertura de espécies perenes aumentou (Figura 1.10c, d). As espécies anuais (aquelas que completam, dentro de um ano, toda uma geração, desde a semente até a planta adulta, produzindo novamente sementes) tendem a se tornar abundantes rapidamente em hábitats relativamente desocupados (os estágios iniciais da sucessão); já as perenes (aquelas que vivem muitos anos e podem não se reproduzir nos primeiros anos) são mais lentas para se estabelecer, mas persistentes uma vez estabelecidas.



ADAPTADA DE INOUYE ET AL., 1987

Figura 1.10
Vinte e dois campos em estágios diferentes de sucessão foram levantados, tendo sido constatadas as seguintes tendências quanto à idade de sucessão: (a) as espécies invasoras decresceram, (b) as espécies nativas de pradarias aumentaram, (c) as espécies anuais decresceram, (d) as espécies perenes aumentaram e (e) o conteúdo de nitrogênio no solo aumentou. As melhores retas de ajuste (ver Quadro 1.2) são altamente significativas em todos os casos ($P < 0,01$).

... na geração de correlações

Por outro lado, experimentos naturais como esse, ao mesmo tempo que são sugestivos e estimulantes (e também uma boa oportunidade de errar), muitas vezes geram somente *correlações*. Por isso, eles podem não ser suficientes para demonstrar o que realmente causa os padrões observados. No caso presente, podemos ver os problemas observando, primeiro, que a idade do campo está fortemente correlacionada com a concentração de nitrogênio no solo – talvez o nutriente vegetal mais importante (Figura 1.10e). Por esse motivo, levanta-se a questão: as correlações na Figura 1.10a-d são o resultado de um efeito da idade do campo? Ou é o agente causal nitrogênio que está correlacionado com a idade?

experimentos artificiais: a busca por causalidade

Experimentos de campo manipulados podem auxiliar a sustentar – ou refutar – o que nada mais é do que uma explicação plausível baseada em correlação. Conclui-se da explicação proposta (questões de tempo) que o nitrogênio em si desempenha um papel pequeno na direção dessas sucessões, e que a manipulação do nitrogênio alteraria pouco as sequências de espécies que se estabeleceram nesses campos. Para testar isso, o grupo de Tilman selecionou um par de campos (um abandonado por 46 anos e o outro por 14 anos) e, ao longo de um período de 10 anos iniciando em 1982, submeteu seis parcelas de 4 m × 4 m replicadas em cada campo a dois tratamentos: nitrogênio adicionado a taxas de 1 ou 17 g m^{-2} ano^{-1} (Inouye & Tilman, 1995). Duas questões em particular foram colocadas:

1 Parcelas que recebem taxas diferentes de suprimento de nitrogênio tornam-se menos similares em composição de espécies ao longo do tempo?
2 Parcelas recebendo taxas similares de suprimento de nitrogênio tornam-se mais similares em composição de espécies ao longo do tempo?

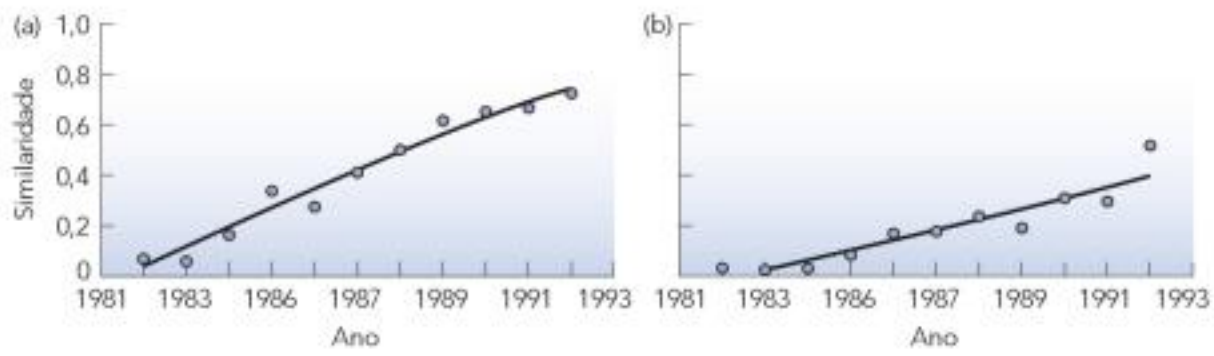
A resposta à primeira pergunta foi clara: as parcelas dentro de um campo foram inicialmente similares entre si, mas, após 10 anos, as parcelas que receberam quantidades diferentes de nitrogênio diferiram em composição de espécies – quanto maior a diferença no suprimento de nitrogênio, maior foi a divergência entre elas (Inouye & Tilman, 1995).

A resposta à segunda questão é ilustrada na Figura 1.1. No início do experimento, campos de idades diferentes tenderam a ser muito diferentes em composição de espécies, mas 10 anos mais tarde as parcelas dentro deles, submetidas a taxas similares de suprimento de nitrogênio, tornaram-se notavelmente similares, a despeito de terem, em um caso, 34 anos de diferença de idade (Figura 1.11).

Assim, esse experimento tende a refutar a simplicidade da nossa explicação proposta. O tempo em si não é a única causa de mudanças sucessionais na composição de espécies desses campos abandonados. As diferenças em nitrogênio disponível causam divergências nas sucessões; as similaridades provocam convergência, muito mais rapidamente do que eles fariam de outra maneira. O tempo (oportunidade de colonizar) e o nitrogênio estão claramente entrelaçados e experimentos posteriores serão necessários para desembaraçar essa teia de causa e efeito – exatamente uma das muitas questões ecológicas não resolvidas.

ideia sobre os efeitos da poluição por nitrogênio

Finalmente, manipulações experimentais por períodos extensos como esse podem também fornecer ideias importantes sobre os efeitos possíveis de distúrbios humanos mais crônicos em comunidades naturais. As taxas mais baixas de adição de nitrogênio no experimento (1 g de nitrogênio m^{-2} ano^{-1})



ADAPTADA DE INOUYE & TILMAN, 1995

Figura 1.11

Resultados de um experimento em que três campos abandonados da Figura 1.10 foram tratados artificialmente com nitrogênio, iniciando em 1982: um dos campos foi abandonado por 46 anos e o outro por 14 anos. (a) (a) Entre 1982 e 1992, as parcelas que receberam 17 g de nitrogênio m^{-2} ano^{-1} tornaram-se crescentemente similares em composição. O índice de similaridade mede o grau em que as composições em espécies são similares em pares de campos – composições idênticas produzem uma similaridade de 1, composições completamente diferentes produzem uma similaridade de 0. (b) Similar a (a), mas com apenas 1 g de nitrogênio m^{-2} ano^{-1}. Observe neste caso que ainda houve convergência na composição de espécies entre os dois campos, porém menos acentuada. Em ambos os casos as melhores retas de ajuste são altamente significativas.

foram similares às experimentadas em muitas partes do mundo, como resultado do aumento do depósito de nitrogênio na atmosfera. Mesmo esses níveis baixos aparentemente levam à convergência de comunidades previamente diferentes num período de 10 anos (Figura 1.11b). Experimentos como esse são decisivos para nos auxiliar a prever os efeitos de poluentes, um ponto que será abordado no próximo exemplo.

1.3.3 Hubbard Brook: uma compensação a longo prazo com significado em grande escala

O estudo em Cedar Creek trouxe a vantagem de um padrão temporal (uma sucessão que levou décadas para seguir o seu curso) ser exprimido mais ou menos acuradamente por um padrão espacial (campos abandonados por períodos diferentes). O padrão espacial tem a vantagem de poder ser estudado dentro do tempo destinado à maioria dos projetos de pesquisa (3-5 anos). Seria melhor ainda acompanhar o padrão ecológico através do tempo, mas talvez poucos pesquisadores ou instituições assumam o desafio de planejar programas de pesquisa que continuem por décadas.

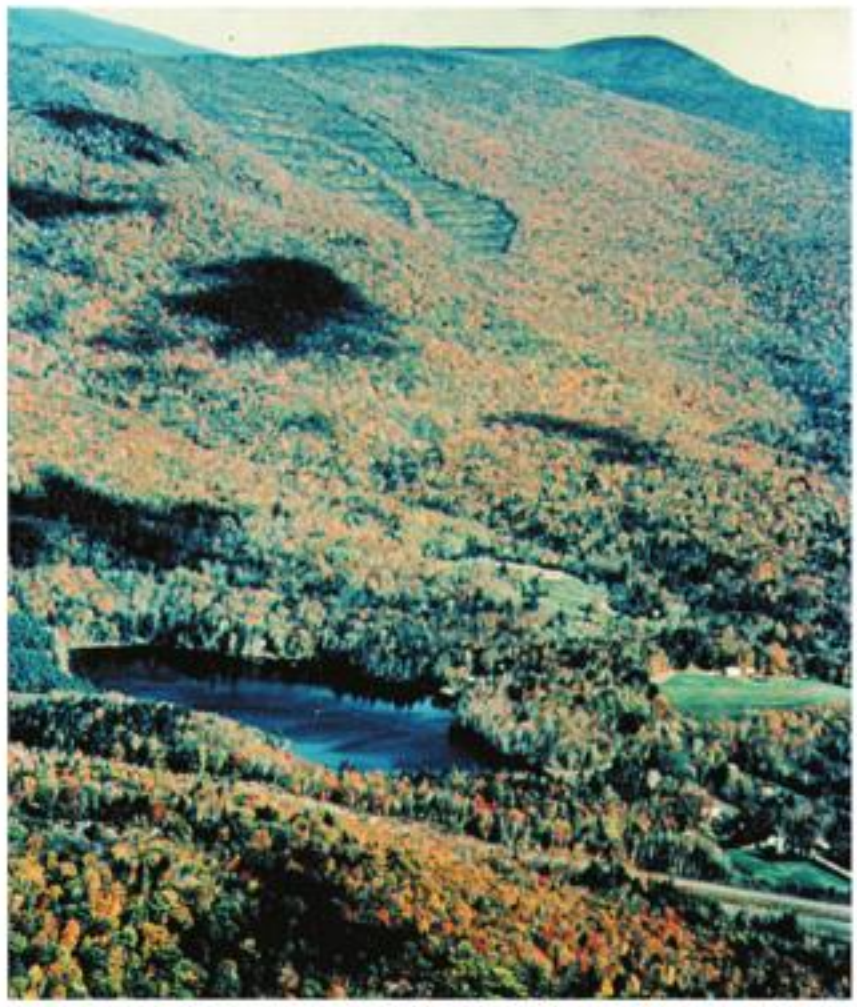
Uma notável exceção tem sido o trabalho pioneiro de Likens e colaboradores na Hubbard Brook Experimental Forest, uma área de floresta temperada decídua drenada por pequenos riachos nas White Mountains de New Hampshire, nos EUA. Os pesquisadores desenvolveram um projeto ambicioso, e seu trabalho tem o valor de registros de dados de estudos em grande escala e longa duração. O estudo começou em 1963 e continua até o presente. Na segunda edição do seu clássico livro *Biogeoquímica de um Ecossistema Florestado* (*Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*), Likens e Bormann (1995) fazem uma enternecedora referência a três dos seus colaboradores originais que faleceram nesse período. Verdadeiramente, longa duração.

A equipe de pesquisadores desenvolveu uma abordagem denominada "a técnica de pequenas bacias hidrográficas" (*the small watershed technique*), para medir a entrada e a saída de substâncias químicas de reservatórios individuais na paisagem. Uma vez que muitas perdas químicas de comunidades terrestres são escoadas através de riachos, uma comparação da química da água corrente com a da precipitação pode revelar bastante a respeito da absorção diferencial e ciclagem de elementos químicos pela biota terrestre. O mesmo estudo pode revelar muito sobre as fontes e concentrações de substâncias químicas na água do riacho. Essas substâncias, por sua vez, podem influenciar a produtividade de algas, bem como a distribuição e abundância de animais do riacho.

a área de reservatório como uma unidade de estudo

O reservatório (ou bacia hidrográfica) – a extensão de ambiente terrestre drenada por um determinado riacho – foi tomado como unidade de estudo devido ao papel que os riachos desempenham na exportação química a partir do solo. Seis reservatórios pequenos foram definidos e seus fluxos foram monitorados (Figura 1.12). Uma rede de medidores de precipitação registrou as quantidades de chuva, granizo e neve. As análises químicas da precipitação e da água do riacho possibilitaram calcular as quantidades de variados elementos químicos que entram e saem do sistema. Na maioria dos casos, a saída de substâncias químicas no fluxo do riacho foi maior do que a entrada a partir da

Figura 1.12
A floresta experimental de Hubbard Brook. Observe o reservatório experimental do riacho do qual todas as árvores foram removidas – estendendo-se da parte superior esquerda para o centro da fotografia.



CORTESIA DE GENE LIKENS

chuva, granizo e neve (Tabela 1.3). A fonte do excesso de substâncias químicas foi a erosão da rocha-mãe e do solo, estimada em cerca de 70 g m^{-2} ano^{-1}. A exceção foi o nitrogênio; foi exportado na água do riacho menos do que foi adicionado ao reservatório em precipitação e por fixação de nitrogênio atmosférico por micro-organismos no solo.

ideias a partir de um experimento de campo de longa duração

Likens teve a brilhante ideia de conduzir um experimento em grande escala, em que todas as árvores foram abatidas em um dos seis reservatórios de Hubbard Brook. Em termos de planejamento experimental, puristas estatísticos poderiam argumentar que o estudo foi falho por não ter sido replicado. Entretanto, a escala do empreendimento, certamente, impede a replicação. De

Tabela 1.3
Estoques químicos anuais de bacias hidrográficas florestadas, em Hubbard Brook (kg ha^{-1} ano^{-1}). As entradas são para materiais dissolvidos na precipitação ou com precipitado seco (gases ou associados a partículas caindo da atmosfera). As saídas são perdas na água corrente como material dissolvido mais material orgânico particulado no fluxo d'água. A fonte dos compostos químicos em excesso (onde as saídas excedem as entradas) foi intemperismo da rocha-mãe e do solo. A exceção foi o nitrogênio (na forma de íons amônio ou nitrato) – menos foi exportado em relação ao que chegou como precipitação devido à captação de nitrogênio na floresta.

	NH_4^+	NO_3^-	SO_4^{2-}	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+
Entradas	2,7	16,3	38,3	1,1	2,6	0,7	1,5
Saídas	0,4	8,7	48,6	1,7	11,8	2,9	6,9
Variação líquida*	+2,3	+7,6	–10,3	–0,6	–9,2	–2,2	–5,4

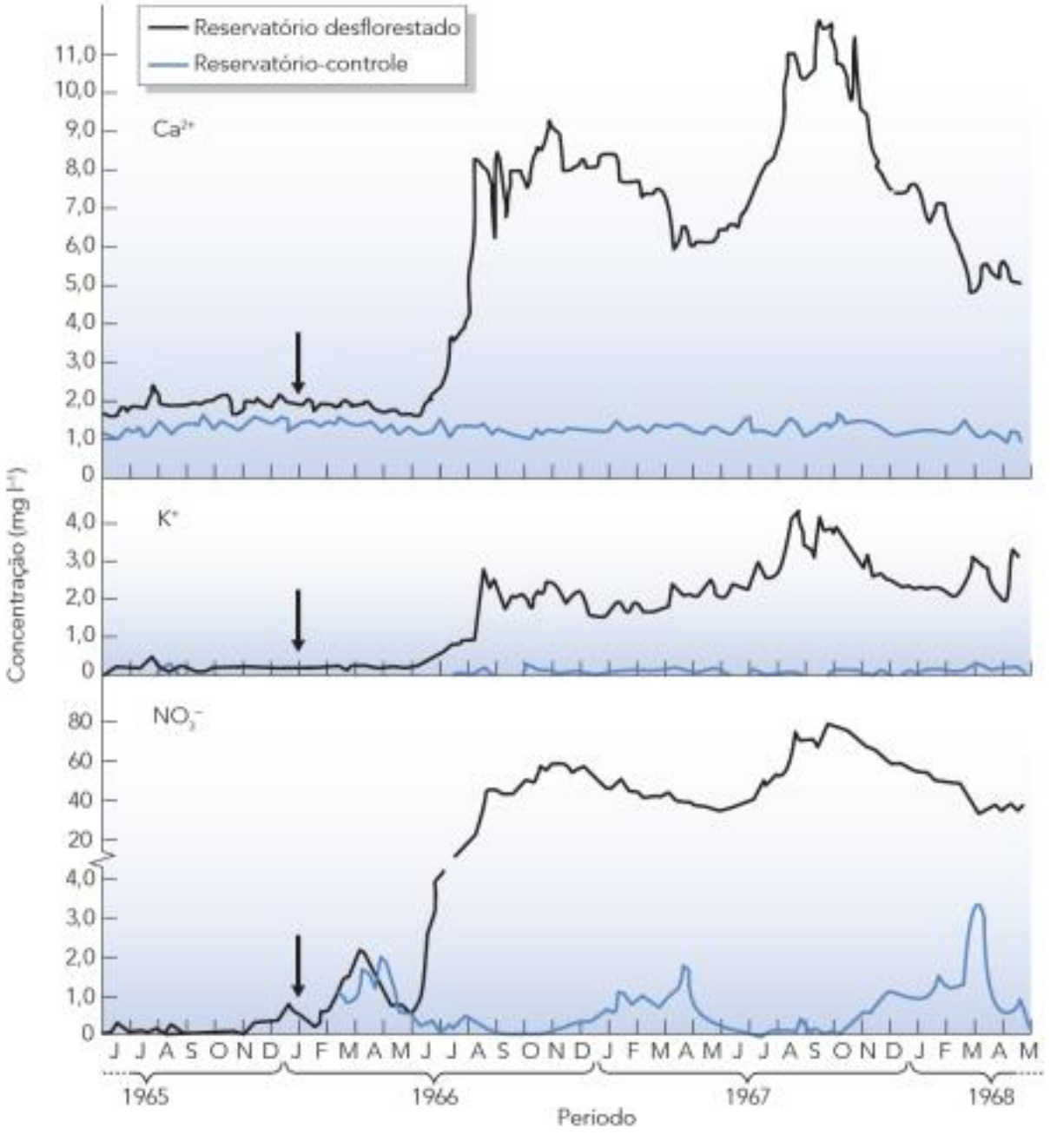
*A variação líquida é positiva quando o reservatório ganha matéria e negativa quando a perde.

qualquer modo, foi a solicitação de uma questão dramaticamente nova que tornou esse estudo um clássico e não um planejamento estatístico elegante.

Dentro de poucos meses de derrubada de todas as árvores na bacia de drenagem, as consequências foram evidentes na água do riacho. A exportação total de substâncias inorgânicas dissolvidas, a partir do reservatório alterado, cresceu 13 vezes em relação à taxa normal (Figura 1.13). Dois fenômenos foram responsáveis. Primeiro, a enorme redução de superfícies transpirantes (folhas) fez com que um aumento de 40% de precipitação, passando através do lençol freático, fosse descarregado nos riachos e esse crescimento do fluxo causou taxas maiores de lixiviação de substâncias químicas e erosão de rochas e do solo. Segundo, e mais importante, o desflorestamento efetivamente rompeu a ligação entre decomposição e absorção de nutrientes. Na primavera, quando as árvores decíduas normalmente iniciam a produção e absorvem nutrientes inorgânicos (liberados pela atividade de decompositores), estes, em vez disso, se tornaram disponíveis para serem lixiviados na água de drenagem.

Likens sabia desde o início que a chuva e a neve em Hubbard Brook eram realmente ácidas, mas isto foi alguns anos antes de tornar-se clara a natureza difundida da chuva ácida na América do Norte. Na realidade, Hubbard Brook está situada a mais de 100 km da área industrial urbana mais próxima, mas a precipitação e a água do riacho eram marcadamente ácidas

para que tendências estatisticamente significativas tornem-se evidentes, muitos anos de dados podem ser necessários



ADAPTADA DE LIKENS & BORMANN, 1975

Figura 1.13
Concentrações de íons em água corrente a partir do reservatório 2 experimentalmente desflorestado e do reservatório 6 (controle, não manipulado) em Hubbard Brook. O momento do desflorestamento está indicado por setas. Em cada caso, houve um aumento dramático na exportação de íons após o desflorestamento. Observe que o eixo do "nitrato" apresenta uma interrupção.

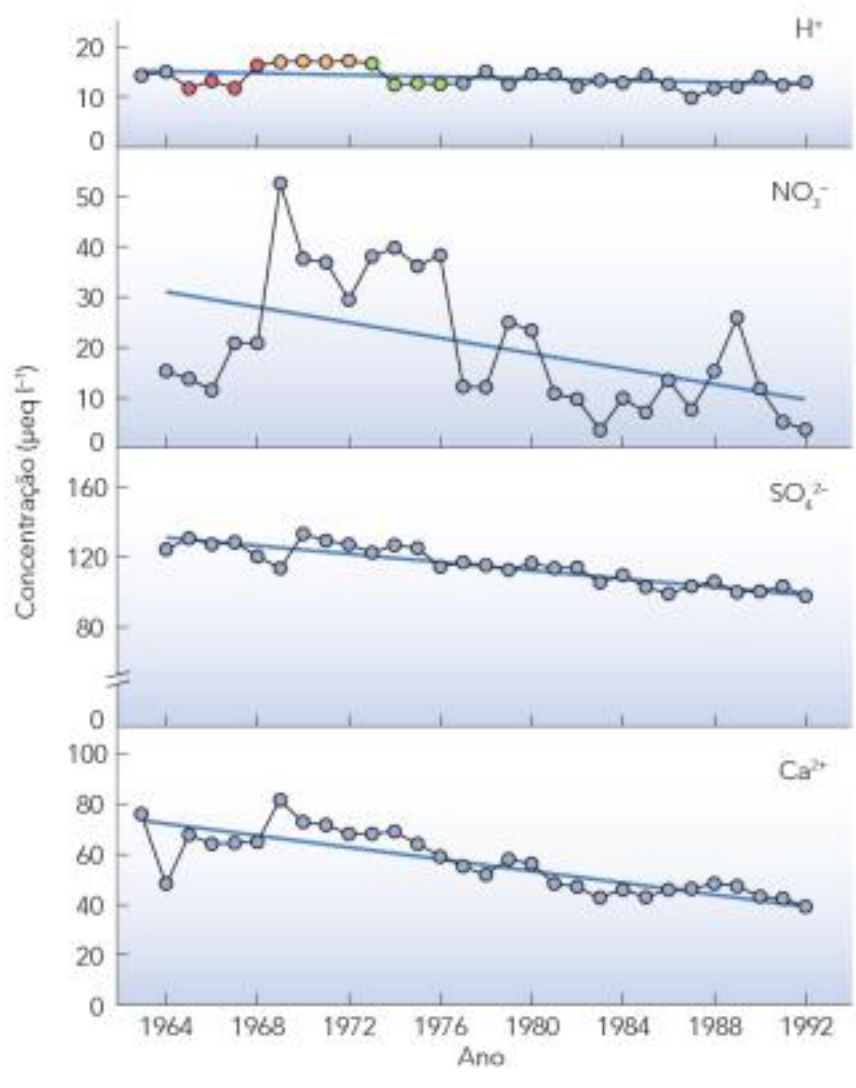
como resultado da poluição atmosférica de combustíveis fósseis. Os registros a longo prazo, realizados tão meticulosamente desde 1963 em Hubbard Brook, têm sido estratégias de monitoramento inestimáveis na guerra contra a chuva ácida e suas consequências a longo prazo. O valor de tais registros de concentrações de água do riacho pode ser constatado para hidrogênio, sulfato e nitrato, três íons associados à chuva ácida (que, em termos simples, é uma mistura de ácidos nítrico e sulfúrico; o ácido sulfúrico é o ácido dominante no leste dos EUA). Tem havido um declínio, estatisticamente significativo, nas concentrações médias anuais de H^+ e SO_4^{2-} desde 1964/65, bem como de NO_3^-. Este último, todavia, está sujeito a uma variação muito maior de ano para ano (Figura 1.14). Digno de nota, no entanto, é o fato de que os resultados para períodos mais curtos sugerem realmente tendências diferentes. Considere o gráfico do íon hidrogênio, onde três períodos de quatro anos estão ressaltados por cores diferentes. O primeiro sugere uma tendência crescente, no segundo não há alteração e no terceiro, observa-se uma tendência decrescente. Na realidade, não estatisticamente significativa, a tendência a longo prazo foi estabelecida até que quase duas décadas de dados fossem acumulados (Likens, 1989).

séries longas de dados revelam a história da chuva ácida

Considera-se que a chuva ácida nos EUA começou no início da década de 1950 (antes do início do monitoramento em Hubbard Brook). Após a promulgação da Lei do Ar Puro em 1970 (*Clean Air Act*), as emissões de SO_2 e particulados foram reduzidas e isso claramente tem se refletido na química de água corrente (Figura 1.14). Reduções adicionais em emissões são esperadas como resultado das emendas de 1990 à Lei do Ar Puro. No entanto, permanecem perguntas crí-

Figura 1.14

Variações a longo prazo nas concentrações (microequivalentes por litro) de H^+, NO_3^-, SO_4^{2-} e Ca^{2+} na água corrente, a partir do reservatório 6, de Hubbard Brook, de 1963/64 a 1992/93. Os declínios estão relacionados a reduções na "chuva ácida" que afeta a área de Hubbard Brook. As curvas de regressão para todos esses íons têm uma probabilidade de ser significativamente diferente de zero (sem variação), para $P < 0,05$; em outras palavras, em cada um existe um padrão de declínio estatisticamente significativo. Entretanto, muitos anos de dados foram necessários antes que esses padrões pudessem ser demonstrados de modo convincente. Isso é particularmente pronunciado para gráfico do íon hidrogênio, em que três períodos de 4 anos estão ressaltados por cores diferentes. O primeiro (em vermelho) sugere uma tendência crescente; no segundo (em laranja), não há variação; no terceiro (em verde), há uma tendência decrescente.



ticas – os ecossistemas florestais e aquáticos se recuperarão dos efeitos da chuva ácida e quanto tempo levará para isso acontecer (Likens et al., 1996)?

Utilizando dados de longo prazo de Hubbard Brook e previsão de redução de emissões de SO_2 como resultado de exigência legal, Likens e Bormann (1995) estimaram que na virada do milênio a carga de enxofre na atmosfera seria ainda três vezes mais alta do que os valores recomendados para a proteção de florestas e comunidades aquáticas sensíveis (muitas plantas, peixes e invertebrados aquáticos são intolerantes às condições ácidas). Além disso, entradas decrescentes de cátions, como cálcio, podem estar fazendo com que florestas e riachos de Hubbard Brook se tornem ainda mais sensíveis às entradas ácidas. Likens e Bormann (1995) levantam a hipótese de que um declínio dramático nas taxas de crescimento florestal durante os anos recentes pode estar relacionado à diminuição de cálcio no solo, um nutriente crítico para o crescimento arbóreo. A chuva ácida pode ser responsável pela deficiência de cálcio. Uma redução em populações de aves na floresta pode também estar associada a esse cenário. Essas questões não resolvidas fazem parte das novas fases de pesquisa em Hubbard Brook.

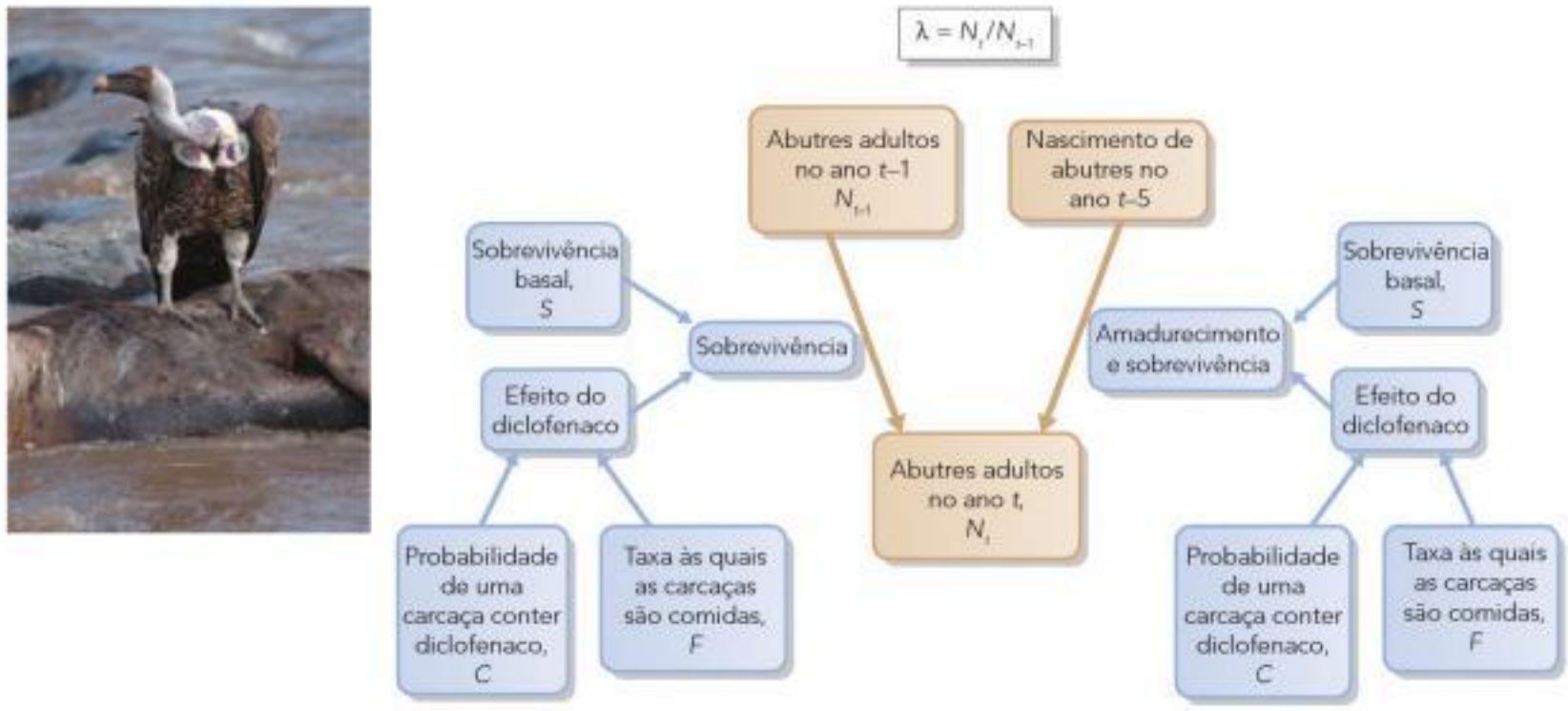
1.3.4 Um modelo de estudo: descobrir por que abutres asiáticos estão em via de extinção

Em 1997, os abutres da Índia e do Paquistão começaram a cair de seus poleiros. A população local rapidamente notou declínios dramáticos nos números das espécies *Gyps bengalensis* (Figura 1.15) e *G. indicus*, porém os ecólogos ficaram confusos. Amostragens populacionais repetidas entre 2000 e 2003 confirmaram taxas de declínio alarmantes, definidas tecnicamente como valores da "taxa de crescimento populacional", λ (onde o tamanho populacional N no ano t é igual a λ vezes o tamanho populacional no ano anterior, $t - 1$; em outras palavras $\lambda = N_t / N_{t-1}$). Para *Gyps bengalensis* na Índia o λ foi 0,52 e no Paquistão foi 0,50, equivalente a um declínio de 48% e 50%, respectivamente. A situação foi um pouco menos desastrosa para *Gyps indicus* na Índia, onde λ foi 0,78, equivalente a um declínio de 22% por ano.

populações de abutres na Índia e no Paquistão estavam declinando entre 22% e 50% ao ano

Estes colapsos populacionais geraram grande preocupação devido ao papel fundamental que os abutres desempenham na vida cotidiana, removendo os cadáveres de grandes animais, tanto selvagens quanto domésticos. A perda dos abutres aumentou a disponibilidade de carcaças para cães e ratos selvagens, permitindo um aumento populacional e aumentando a probabilidade de doenças como a raiva e peste bubônica serem transmitidas aos seres humanos. Além disso, a contaminação das fontes vizinhas e a dispersão de doença por moscas tornou-se mais provável agora que os animais mortos não eram mais consumidos por abutres. Um grupo de pessoas, os parsis, foram ainda mais intimamente afetados, pois sua religião determina que os mortos sejam transportados à luz do dia para uma torre especial (*dakhma*), onde o corpo é estripado por abutres dentro de poucas horas. Era crucial que os ecólogos determinassem rapidamente a causa dos declínios de abutres de tal forma que alguma ação pudesse ser tomada.

Demorou alguns anos até que se encontrasse um elemento comum nas mortes das aves que de outro modo seriam saudáveis – cada uma sofria de gota visceral (acúmulo de ácido úrico na cavidade do corpo) seguida de falência re-


$\lambda = N_t/N_{t-1}$
Abutres adultos no ano t–1 N_{t-1}
Nascimento de abutres no ano t–5
Sobrevivência basal, S
Sobrevivência
Efeito do diclofenaco
Probabilidade de uma carcaça conter diclofenaco, C
Taxa às quais as carcaças são comidas, F
Abutres adultos no ano t, N_t
Amadurecimento e sobrevivência
Sobrevivência basal, S
Efeito do diclofenaco
Probabilidade de uma carcaça conter diclofenaco, C
Taxa às quais as carcaças são comidas, F

© ALAMY IMAGES AGJX38

Figura 1.15

Diagrama de fluxo mostrando os elementos de um modelo de como o número de abutres adultos na população muda de um ano (N_{t-1}) para o seguinte (N_t). *Gyps bengalensis*, cujas populações têm mostrado declínios desastrosos na Índia e no Paquistão, é mostrado na fotografia. O número de abutres adultos no ano *t* depende do número presente no ano anterior (*t* – 1), alguns dos quais morrem por causas naturais (sobrevivência basal) e outros devido ao envenenamento por diclofenaco. O número de adultos no ano *t* também depende do número de abutres nascidos 5 anos antes (*t* – 5), pois os abutres não amadurecem, do ponto de vista reprodutivo, até os 5 anos de idade. Novamente, alguns abutres jovens morrem antes da maturidade devido a causas naturais e outros devido ao envenenamento por diclofenaco. A redução na sobrevivência devido ao diclofenaco depende de dois aspectos: a probabilidade de que uma carcaça contenha diclofenaco (*C*) e a taxa na qual as carcaças são comidas (*F*).

nal. Logo uma peça fundamental no quebra-cabeça tornou-se clara: os abutres que morriam de gota visceral continham resíduos de diclofenaco (Oaks et al., 2004). Confirmou-se, então, que as carcaças dos animais domésticos tratados com diclofenaco eram fatais para abutres cativos. O diclofenaco, um anti-inflamatório desenvolvido para uso humano nos anos de 1970, apenas recentemente foi usado como medicamento veterinário no Paquistão e na Índia. Assim, um medicamento que beneficiava mamíferos domésticos provou-se letal para os abutres que se alimentavam de seus corpos.

...causado por carcaças contaminadas por medicamentos?

A evidência circunstancial era forte, mas dados os números relativamente pequenos de cadáveres contaminados por diclofenaco disponíveis aos abutres, seria a mortalidade de abrutes associada à contaminação uma explicação suficiente para os colapsos populacionais? Ou outros fatores poderiam estar também atuando? Esta foi a questão investigada por Green e colaboradores (2004) através de um modelo de simulação populacional. Baseando-se em suas amostragens do declínio populacional e conhecimento a respeito de taxas de nascimento, morte e forrageio, os pesquisadores construíram um modelo para prever o comportamento das populações de abutres. A Figura 1.15 mostra este modelo como um diagrama de fluxo; Green e colaboradores desenvolveram fórmulas matemáticas para prever mudanças no tamanho populacional, mas os detalhes não nos interessam aqui. Os pesquisadores propuseram a seguinte questão: Que proporção de carcaças (C) deveria conter doses letais de

diclofenaco para causar os declínios populacionais observados? Seu modelo de simulação incluiu as seguintes pressuposições:

1. Os abutres *Gyps* não se reproduzem (i.e., tornam-se adultos) até alcançarem os 5 anos de idade e então são capazes de gerar apenas um juvenil por ano, mas somente se ambos os pais sobreviverem à temporada de acasalamento de 160 dias.
2. O destino da população depende não apenas das taxas de nascimentos, mas também das taxas de mortes. A taxa de sobrevivência "basal" pré-diclofenaco de abutres adultos (*S*) ficou entre 0,90-0,97, típica para aves de grande porte e longevas. Em outras palavras, na ausência de mortes por diclofenaco, somente 3-10% dos abutres adultos morrem a cada ano.
3. O envenenamento por diclofenaco reduz a taxa de sobrevivência posterior. Isso depende da probabilidade do adulto comer uma carcaça afetada por diclofenaco. Por sua vez, isso depende parcialmente da proporção de carcaças no ambiente que contêm diclofenaco (*C*) e parcialmente da frequência com que os abutres forrageiam (*F*, o intervalo em dias entre os eventos de forrageio). Observe que uma única refeição pode sustentar um abutre por 3 dias e que eles não se alimentam todos os dias; F varia entre 2 e 4 dias. Os abutres que se alimentam mais frequentemente (mais vezes por ano) estão mais propensos a consumir uma carcaça afetada por diclofenaco e morrer.
4. Os pesquisadores tinham estimativas reais de tamanhos populacionais em diferentes anos (*N*) e então de λ (supracitado). Em seu exercício de modelagem eles sistematicamente variaram os valores da taxa de sobrevivência basal *S* e da taxa de forrageio *F*. Isso porque eles não conheciam precisamente quais eram as taxas de sobrevivência basal e de forrageio destas populações em particular, embora conhecessem o intervalo no qual os valores variavam. Assim, rodaram o modelo para valores de sobrevivência basal de 0,90, 0,95 e 0,97, e com intervalos entre eventos de forrageio de 2, 3 e 4 dias.
5. Uma vez que todos esses parâmetros foram incorporados no seu modelo, os pesquisadores puderam calcular o parâmetro *C* "faltante" – a proporção de carcaças que precisam ser contaminadas com diclofenaco para responder pela taxa de declínio populacional observada, λ (Tabela 1.4).

modelos de simulação mostram que o gado contaminado por diclofenaco explica suficientemente as perdas de abutres

A Tabela 1.4 mostra que no máximo (para *Gyps bengalensis*, quando a sobrevivência do adulto é fixada em 0,97 e o intervalo de forrageio é de 4 dias) somente 0,743% ou, em outras palavras, 1 em 135 carcaças deve ser dosada com diclofenaco para causar o declínio populacional observado. No mínimo (para *Gyps indicus*, quando a sobrevivência do adulto é fixada em 0,90 e o intervalo de forrageio é de 2 dias) somente 0,132% ou 1 em 757 carcaças contaminadas são necessárias. As proporções dos abutres encontrados mortos ou morrendo na natureza com sinais de envenenamento por diclofenaco foram bastante similares às proporções de mortes esperadas pelo modelo, se o declínio populacional observado deveu-se *inteiramente* ao envenenamento por diclofenaco. Os pesquisadores concluíram, por isso, que o envenenamento por diclofenaco foi uma causa suficiente para o declínio dramático dos abutres selvagens.

Tabela 1.4

Percentagens modeladas de carcaças de animais com níveis letais de diclofenaco requeridas para causar declínios populacionais a taxas, λ, observadas para o abutre *Gyps indicus* (GI) ou *Gyps bengalensis* (GB) na Índia e no Paquistão entre 2000 e 2003. Um valor de 0,132%, por exemplo, significa que somente 1 em 757 carcaças precisam estar contaminadas para causar o declínio dos abutres. Para cada população, os resultados são dados para três taxas de sobrevivência basal de adultos factíveis, *S* (i.e., na ausência de diclofenaco) e três valores do intervalo entre eventos de forrageio, *F*.

		PERCENTAGEM DE CARCAÇAS COM NÍVEL LETAL		
	F	*S* = 0,90	*S* = 0,95	*S* = 0,97
GI Índia	2	0,132	0,135	0,137
	3	0,198	0,202	0,205
	4	0,263	0,271	0,273
GB Índia	2	0,339	0,347	0,349
	3	0,508	0,521	0,526
	4	0,677	0,693	0,699
GB Paquistão	2	0,360	0,368	0,372
	3	0,538	0,551	0,558
	4	0,730	0,734	0,743

DE GREEN ET AL., 2004

Claramente, é necessária ação urgente para impedir a exposição dos abutres às carcaças de gado contaminadas com diclofenaco, e o governo de Punjab, por exemplo, agora baniu o seu uso. Green e colaboradores também salientaram a necessidade de pesquisa para identificar medicamentos alternativos que são efetivos no gado e seguros para os abutres. Swan e colaboradores (2006) têm desde então testado um medicamento chamado meloxicam, com resultados promissores. Finalmente, dadas as profundidades às quais as populações de abutres foram sugadas, a equipe de Green enfatiza a importância de se reproduzir abutres em cativeiro até que o diclofenaco esteja sob controle. Esta é uma precaução sábia para garantir a sobrevivência a longo prazo e para fornecer matrizes para futuros programas de reintrodução.

Esse exemplo, então, ilustrou uma série de pontos gerais importantes sobre modelos matemáticos em ecologia:

1. Modelos podem ser valiosos para a exploração de cenários e situações para os quais não temos dados reais, e talvez não tenhamos expectativa de obtê-los (p. ex., quais seriam as consequências de diferentes taxas de sobrevivência basal ou de forrageio?).
2. São valiosos para resumir nosso estado atual de conhecimento e gerar previsões em que a conexão entre conhecimento atual, suposições e previsões seja explicitada e esclarecida (dados vários valores para *S* e *F*, e conhecendo-se λ, quais as implicações para os valores de *C*?).
3. Para ser assim valioso, um modelo não deve ser (na verdade, isso não é possível) uma descrição integral e perfeita do mundo real que ele procura simular – todos os modelos incorporam aproximações (o modelo do abutre foi, obviamente, uma versão "despojada" de sua história de vida verdadeira).

4 Portanto, cuidado é sempre necessário – todas as conclusões e previsões são provisórias e não podem ser melhores do que o conhecimento e suposições nos quais elas estão baseadas –, porém, se aplicadas com cuidado, podem ser úteis (o modelo do abutre provocou mudanças nas práticas de manejo e pesquisa sobre novos medicamentos).
5 Contudo, um modelo é inevitavelmente aplicado com muito mais confiança na medida em que tenha recebido sustentação de conjuntos de dados reais.

RESUMO

Ecologia como uma ciência pura e aplicada

Definimos ecologia como o estudo científico da distribuição e abundância de organismos e das interações que determinam distribuição e abundância. A partir de suas origens na pré-história como uma "ciência aplicada" de colheita de alimento e evitação do inimigo, as linhas gêmeas de ecologia pura e aplicada se desenvolveram lado a lado e interdependentes. Este livro trata de como é consumada a compreensão ecológica, o que compreendemos e não compreendemos, e como a compreensão pode nos auxiliar a prever, manejar e controlar.

Questões de escala

A ecologia ocupa-se de quatro níveis de organização ecológica: organismos individuais, populações (indivíduos da mesma espécie), comunidades (um número maior ou menor de populações) e ecossistemas (a comunidade junto com seu ambiente físico). A ecologia pode ser abordada em uma variedade de escalas espaciais, desde a "comunidade" dentro de uma célula individual até toda a biosfera. Os ecólogos também trabalham com uma variedade de escalas de tempo. A sucessão ecológica, por exemplo, pode ser estudada durante a decomposição de fezes animais ou durante o período de mudança climática desde o último período glacial (milênios). O período normal de um programa de pesquisa (3-5 anos) pode frequentemente omitir padrões importantes que ocorrem em escalas de tempo longas.

A diversidade de evidência ecológica

Muitos estudos ecológicos envolvem observação e monitoramento cuidadosos, feitos em ambiente natural, da alteração de abundância de uma ou mais espécies ao longo do tempo ou no espaço, ou ambos. O estabelecimento da(s) causa(s) de padrões observados muitas vezes requer experimentos manipulativos de campo. Para sistemas ecológicos complexos – e, em sua maioria, o são – em geral será oportuno construir sistemas simples de laboratório que podem atuar como pontos de referência na nossa busca de compreensão. Modelos matemáticos de comunidades ecológicas também podem ter um papel importante a desempenhar para desvendar a complexidade ecológica. Contudo, a valia de modelos e experimentos simples de laboratório deve sempre ser julgada em termos da luz que eles lançam sobre o trabalho de sistemas naturais.

Estatística e rigor científico

O que torna a ecologia uma ciência rigorosa é que ela baseia-se não em afirmações que são simplesmente asserções, mas em conclusões que são os resultados de investigações planejadas cuidadosamente com regimes amostrais bem considera-

dos e, além disso, em conclusões às quais um nível de confiança estatística pode ser vinculado. O termo mais frequentemente usado, ao final de um teste estatístico, para medir a força das conclusões, é um "valor P" ou nível de probabilidade. As afirmações "$P < 0,05$" (significativo) ou "$P < 0,01$" (não significativo) significam que esses são estudos dos quais foram coletados dados suficientes para estabelecer uma conclusão em que podemos confiar.

Ecologia na prática

Os estudos dos impactos da truta marrom introduzida na Nova Zelândia no século XX contemplaram todos os quatro níveis ecológicos (indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas). A truta tomou o lugar de populações de peixe galaxiídeo nativo abaixo de quedas d'água. Experimentos de laboratório e de campo evidenciaram que invertebrados herbívoros em riachos com truta mostram uma resposta individual, gastando mais tempo se escondendo e menos tempo se alimentando. As trutas causam um efeito em cascata na comunidade porque os organismos herbívoros têm menos impacto sobre as algas. Por fim, um estudo descritivo revelou uma consequência sobre o ecossistema – a produtividade primária das algas é mais alta em um riacho com truta do que em um riacho com galaxiídeo.

Na Cedar Creek Natural History Area existem campos ainda sendo cultivados e outros que foram abandonados em épocas diferentes a partir da metade da década de 1920. Esse experimento natural foi explorado para fornecer uma descrição da sequência de espécies associadas à sucessão em tais campos abandonados. Entretanto, os campos diferiram não apenas na idade, mas também no nitrogênio do solo. Um conjunto de experimentos de campo, em que o nitrogênio do solo foi aumentado de uma maneira sistemática em campos de idades diferentes, mostrou que o tempo e o nitrogênio interagiram, causando as sequências sucessionais observadas.

O estudo na Hubbard Brook Experimental Forest vem sendo conduzido desde 1963. Um experimento de grande escala, envolvendo a derrubada de todas as árvores em uma bacia de captação, resultou em um drástico aumento das concentrações químicas (particularmente nitrato) na água corrente. Da perda de nitrato pelo solo e do seu aumento na água podem ser esperadas consequências para as comunidades de ambos os lados da interface solo-água. O monitoramento de concentrações químicas por mais de três décadas em bacias não impactadas revelou como a chuva ácida tem diminuído como resultado da Lei do Ar Puro. No entanto, nem as florestas nem os riachos estão imunes dos efeitos continuados da poluição que causou a chuva ácida.

Declínios perturbadores em populações de abutres têm profundas implicações para a saúde pública na Índia e no Paquistão. Um elemento comum nas mortes foi a gota visceral, ocasionada por um efeito adverso do diclofenaco usado por veterinários para tratar o gado doméstico, uma fonte de alimento para os abutres. Dados os números relativamente pequenos de cadáveres contaminados por diclofenaco disponíveis para os abutres selvagens, um modelo matemático foi rodado para determinar se as mortes devido ao diclofenaco explicavam suficientemente os colapsos populacionais, ou se outros fatores poderiam também estar atuando. De fato, a proporção de abrutes morrendo por envenenamento por diclofenaco foi muito similar àquele esperado pelo modelo, se o declínio fosse devido *inteiramente* a esse tipo de envenenamento. Medidas têm sido tomadas para remediar a situação.

QUESTÕES DE REVISÃO

Asteriscos indicam questões desafiadoras.

1* Discuta as diferentes maneiras como a evidência ecológica pode ser obtida. Como você tentaria responder uma das questões de ecologia não resolvida, a saber "Por que existem mais espécies nos trópicos do que nos polos?"

2* A diversidade de micro-organismos que vive nos seus dentes tem uma ecologia como qualquer outra comunidade. Quais poderiam ser as similaridades nas forças determinantes da riqueza de espécies (número de espécies presentes) em sua comunidade oral, em confronto com uma comunidade de plantas marinhas vivendo sobre rochas ao longo do litoral?

3 Por que alguns padrões temporais em ecologia necessitam de séries longas de dados para detectá-los, enquanto outros padrões necessitam de séries curtas de dados?

4 Discuta os prós e os contras de estudos descritivos, em oposição a estudos de laboratório dos mesmos fenômenos ecológicos.

5 O que é um "experimento de campo natural?" Por que os ecólogos se entusiasmam em considerá-lo vantajoso?

6 Pesquise na biblioteca as diferentes definições de ecologia: qual você acha que é a mais adequada e por quê?

7* Em um estudo sobre ecologia de riacho, você precisa escolher 20 locais para testar a hipótese de que a truta marrom tem densidades mais altas onde o leito do riacho é constituído por seixos. O quanto seus resultados podem ser tendenciosos, se você escolher todos os seus locais por facilidade de acesso, pois eles situam-se próximos de rodovias ou de pontes?

8 Como os resultados do estudo de Cedar Creek sobre sucessão de campo abandonado podem ter sido diferentes, se um único campo foi monitorado por 50 anos, em vez de simultaneamente comparar campos abandonados em épocas diferentes no passado?

9* Quando todas as árvores foram derrubadas em um reservatório de Hubbard Brook, houve diferenças drásticas na química da água corrente que o drena. Como você acha que a química do riacho mudaria nos anos subsequentes, quando as plantas começassem a crescer novamente no reservatório?

10 Quais são os fatores principais que afetam a confiança que podemos ter nas previsões de um modelo matemático?

Material com direitos autorais

Capítulo 2

A base evolutiva da ecologia

CONTEÚDOS DO CAPÍTULO

2.1 Introdução
2.2 Evolução por seleção natural
2.3 Evolução em nível intraespecífico
2.4 Ecologia da especiação
2.5 Os efeitos das mudanças climáticas sobre a evolução e a distribuição das espécies
2.6 Os efeitos da deriva continental sobre a ecologia evolutiva
2.7 Interpretando os resultados da evolução: convergentes e paralelos

CONCEITOS-CHAVE

Neste capítulo, você:

- observará que Darwin e Wallace, os dois responsáveis pela teoria da evolução por seleção natural, foram essencialmente ecólogos
- entenderá que as características das populações variam espacialmente, tanto na escala macrogeográfica quanto na local, e que parte dessa variação é herdável
- perceberá que a seleção natural pode agir muito rápido sobre a variação de caracteres hereditários – podemos estudá-la em ação e controlá-la experimentalmente
- entenderá que o transplante recíproco de indivíduos de uma dada espécie para dentro do hábitat de outra pode mostrar a existência de um ajuste altamente especializado entre os organismos e seus ambientes
- verificará que a origem das espécies requer o isolamento reprodutivo de populações, bem como que a seleção natural força a divergência delas
- perceberá que a seleção natural ajusta os organismos em relação ao seu passado – ela não antecipa o futuro

Material com direitos autorais

- compreenderá que a história evolutiva das espécies restringe o que a seleção natural futura pode alcançar
- entenderá que a seleção natural pode produzir formas semelhantes a partir de linhagens ancestrais muito diferentes (evolução convergente) ou a mesma amplitude de formas em populações que se tornaram isoladas (evolução paralela)

Como disse o grande biólogo russo-americano Dobzansky, "nada faz sentido em biologia, se considerado fora do contexto evolutivo". Da mesma forma, muito pouco faz sentido em evolução, se for considerado fora do contexto ecológico; a ecologia fornece as diretrizes básicas por meio das quais o "jogo evolutivo" se desenvolve. Ecólogos e especialistas em biologia evolutiva necessitam da compreensão recíproca de suas disciplinas para o entendimento dos padrões e processos-chave em suas áreas.

2.1 Introdução

A Terra é habitada por uma multiplicidade de tipos de organismos. Sobre a superfície do globo, eles não estão distribuídos aleatoriamente nem como uma mistura homogênea. Qualquer área considerada, mesmo em escala continental, contém apenas uma parcela da variedade de espécies presentes na Terra. Por que existem tantos tipos de organismos? Por que suas distribuições são tão restritas? Respostas adequadas para essas questões ecológicas dependem fundamentalmente da compreensão dos processos evolutivos que levaram à diversidade e à distribuição atualmente existentes.

Até recentemente na história da biologia, a ênfase com a diversidade era sobre como usá-la (p. ex., em medicamentos), exibi-la em zoológicos e jardins botânicos e catalogá-la em museus (Quadro 2.1). Sem a compreensão de como a diversidade se desenvolveu, tais catalogações se parecem mais com uma coleção de selos do que com uma coleção científica. A contribuição definitiva de Charles Darwin e Alfred Wallace foi ter fornecido aos ecólogos as bases científicas para a compreensão dos padrões de diversidade e distribuição sobre a face da Terra.

as espécies são tão especializadas que quase sempre inexistem em quase todos os lugares

2.2 Evolução por seleção natural

Darwin e Wallace (Figura 2.1) eram ecólogos (embora a base do trabalho deles tenha sido desenvolvida antes de o termo ecologia ter sido proposto) que estiveram expostos diretamente à diversidade da natureza. Na qualidade de naturalista, Darwin empreendeu uma viagem exploratória pelo mundo, na expedição do HMS *Beagle* (1831-36), registrando e coletando em uma enorme variedade de ambientes. Gradualmente, ele desenvolveu a opinião de que a diversidade existente na natureza era o resultado de um processo evolutivo, no qual a *seleção natural* favorecia algumas variantes intraespecíficas por meio da "luta pela sobrevivência".

Darwin e Wallace eram ecólogos

2.1 MARCOS HISTÓRICOS

Uma breve história do estudo da diversidade

A percepção da diversidade de organismos vivos e onde eles vivem é parte do conhecimento que a espécie humana acumula e transmite através de gerações. Os povos caçadores/colhedores necessitavam (e ainda necessitam) de conhecimento detalhado da história natural dos seus ambientes para ter sucesso na obtenção de alimento e, ao mesmo tempo, escapar dos perigos de envenenamento ou predação. Os Arawaks, nativos da floresta equatorial sul-americana, sabem onde encontrar e como capturar os animais de porte existentes ao seu redor, bem como os nomes das árvores e como elas podem ser usadas.

O imperador chinês Shen Nung, antes de 2000 a.C., foi talvez o primeiro a escrever uma obra sobre plantas úteis, e Dioscorides, no primeiro século d.C., descreveu 500 espécies de plantas medicinais, ilustrando muitas delas.

As coleções de espécies vivas em zoológicos e jardins botânicos também possuem uma longa história – certamente remontam à Grécia do século sétimo a.C. O impulso para coletar a diversidade da natureza desenvolveu-se no Ocidente no século XVII, quando alguns indivíduos ganhavam a vida encontrando espécimes interessantes para coleções particulares. John Tradescant, o pai (morto em 1638), e John Tradescant, o filho (1608- 1662), dedicaram a maior parte de suas vidas coletando plantas e importando espécimes vivos para os jardins botânicos da realeza e da nobreza. O pai foi o primeiro botânico a visitar a Rússia (1618), de onde trouxe muitas plantas vivas; seu filho fez três visitas ao Novo Mundo (1637, 1642 e 1654), a fim de coletar espécimes das colônias americanas.

Pessoas de alto poder aquisitivo construíram vastas coleções em museus particulares. Elas mesmas viajaram ou enviaram viajantes em busca de novidades das terras novas, à medida que eram descobertas e colonizadas. Naturalistas e artistas (geralmente a mesma pessoa) acompanhavam as principais viagens de exploração, para relatar e trazer para casa coleções da diversidade de artefatos e organismos encontrados, vivos ou mortos. Os estudos de taxonomia e sistemática desenvolveram-se e proliferaram – pela taxonomia, os vários tipos de organismos receberam nomes e a sistemática proporcionou os sistemas para classificá-los e catalogá-los.

Foram estabelecidos os maiores museus nacionais (o British Museum, em 1759, e o Smithsonian, Washington, em 1846), com base, em grande parte, em doações de coleções particulares. Como os jardins zoológicos e botânicos, o papel principal dos museus foi o de promover uma exposição pública da diversidade existente na natureza, especialmente em relação ao novo, às curiosidades e ao raro.

Não havia necessidade de explicar a diversidade, pois bastava a teoria bíblica da criação do mundo em sete dias. Entretanto, a ideia de que a diversidade existente na natureza tinha "evoluído" no tempo, pela divergência progressiva de estoques pre-existentes, começou a ser discutida entre o final do século XVIII e começo do século XIX. Em 1844, uma publicação anônima, *The Vestiges of Creation* (Os Vestígios da Criação), introduziu a ideia de que as espécies animais descenderam de outras espécies.

Ele se ocupou desse tema nos 20 anos seguintes, mediante um estudo detalhado e considerável troca de correspondência com seus amigos, à medida que preparava o principal estudo para publicação, com todas as evidências cuidadosamente ordenadas. Porém, ele não teve pressa em publicar seus resultados.

(a) CORTESIA DE THE WELLCOME LIBRARY, LONDON, L0003785B;
(b) CORTESIA DE THE NATURAL HISTORY MUSEUM, LONDON T11973/B

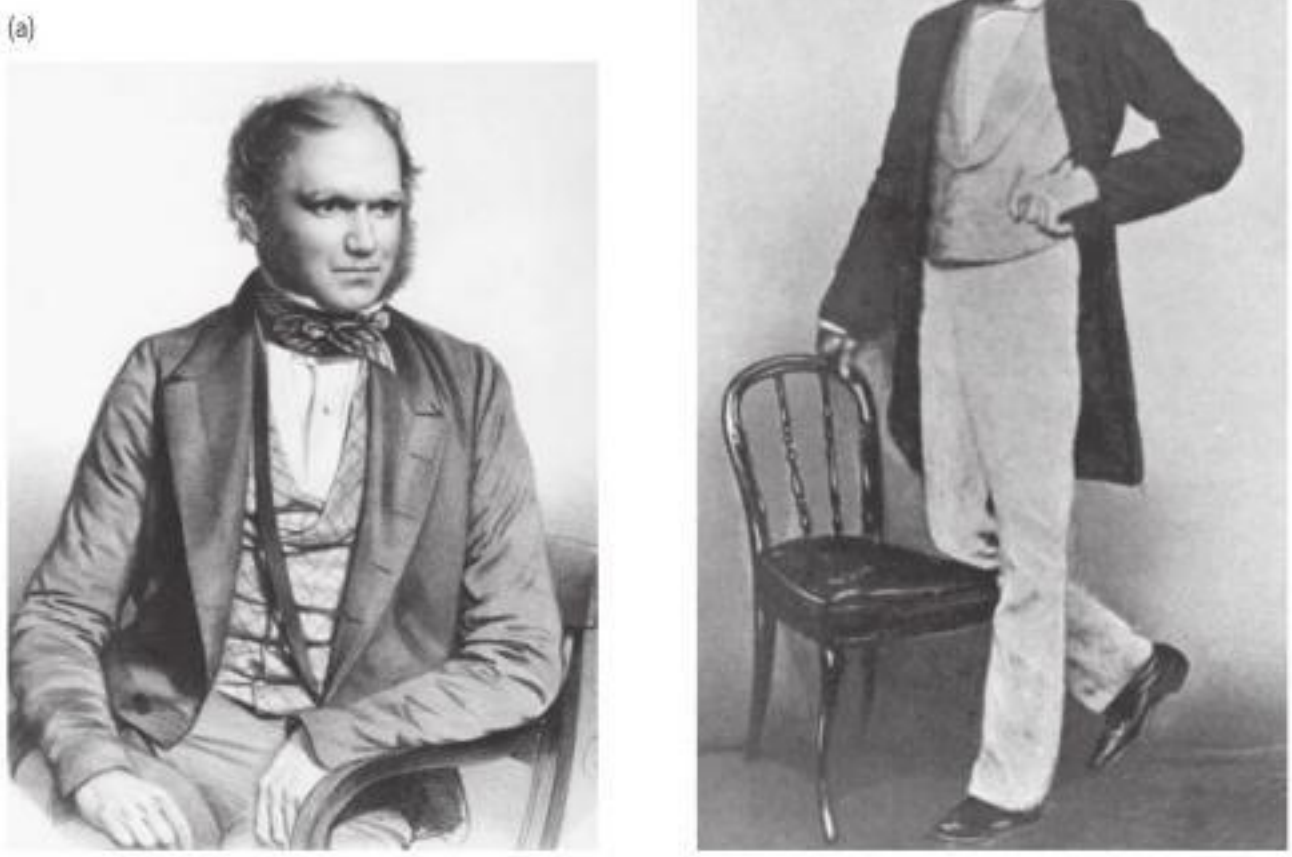


Figura 2.1
Fotografias de (a) Charles Darwin (litografia de T.H. Maguire, 1849) e (b) Alfred Russell Wallace, 1862.

Em 1858, Wallace escreveu para Darwin, descrevendo em toda a sua essência a mesma teoria da evolução. Wallace era um entusiasmado naturalista amador, que já havia lido o diário de Darwin sobre a viagem do *Beagle* e, de 1847 a 1852, juntamente com seu amigo H.W. Bates, explorou e coletou nas bacias dos rios Amazonas e Negro, e de 1854 a 1862 realizou uma longa expedição no arquipélago malaio. Em seu leito, em 1858, relembrou: "durante um surto de calor e de febre intermitente, de repente tive a ideia (da seleção natural). Eu pensei sobre tudo antes do surto terminar... Eu acredito ter finalizado o primeiro esboço no dia seguinte".

Nos dias de hoje, a competição pela fama e por recursos financeiros fatalmente levaria a conflitos quanto à prioridade – quem teria tido a ideia primeiro. Em vez disso, num claro exemplo de falta de egoísmo científico, os esboços das ideias de Darwin e Wallace foram apresentados em coautoria em uma reunião da Linnean Society em Londres. A obra *On the Origin of Species*, de Darwin, foi preparada às pressas e publicada em 1859, podendo ser considerado o primeiro livro-texto importante em ecologia (os ecólogos principiantes deveriam ler, pelo menos, o seu terceiro capítulo).

a influência do ensaio de Malthus sobre Darwin e Wallace

Tanto Darwin quanto Wallace tinham lido a obra *An Essay on the Principle of Population*, publicada por Malthus em 1798. O ensaio de Malthus tratava de populações humanas, cujas taxas intrínsecas de crescimento, caso não fossem

controladas, segundo ele, seriam capazes de duplicar a cada 25 anos, eventualmente saturando o planeta. Malthus acreditava que a limitação de recursos diminuía o crescimento das populações e impunha limites aos seus tamanhos, e que doenças, guerras e outros tipos de catástrofes também controlavam o crescimento populacional. Como naturalistas de campo experientes, Darwin e Wallace entenderam que o argumento de Malthus se aplicava com força igual aos reinos vegetal e animal.

Darwin fez registros sobre a elevada fecundidade de algumas espécies – um único indivíduo do molusco marinho *Doris* pode produzir 600.000 ovos; um nematóide parasito do gênero *Ascaris* pode produzir 64 milhões. Mas ele reconheceu que cada espécie "deve sofrer destruição em algum período de sua vida e durante alguma estação do ano ou em anos ocasionais; caso contrário, levando-se em conta o princípio do crescimento geométrico, seus números se tornariam tão descomunais que nenhum país poderia suportar tal densidade". Em um dos primeiros exemplos de estudo em ecologia de populações, Darwin contou todas as plântulas que emergiram de uma parcela de terra cultivada de 91,44 por 60,96 cm de comprimento e largura, respectivamente: "Do total de 357, não menos do que 295 foram destruídas, principalmente por moluscos e insetos". Ambos os autores, então, enfatizaram que muitos indivíduos morrem antes de poderem se reproduzir e nada contribuem para as gerações futuras. Entretanto, os dois tendiam a ignorar o importante fato de que aqueles indivíduos que sobrevivem numa população podem deixar um número variável de descendentes.

verdades fundamentais da teoria evolutiva

A teoria da evolução por seleção natural baseia-se, portanto, em uma série de verdades confirmadas:

1. Os indivíduos que compõem uma população de uma dada espécie não são idênticos.
2. Parte da variação entre indivíduos é herdável – isto é, tem base genética e, por isso, capaz de ser transmitida aos descendentes.
3. Todas as populações poderiam crescer a uma taxa que saturaria o ambiente; mas, de fato, a maioria dos indivíduos morre antes da reprodução e muitos (comumente todos) se reproduzem aquém de sua taxa máxima. Por isso, em cada geração, os indivíduos de uma dada população representam somente uma parte daqueles que "poderiam" ter chegado lá, provenientes da geração anterior.
4. Ancestrais diferentes deixam um número diferente de descendentes (descendentes, *não* somente filhos); nem todos eles contribuem igualmente para as gerações seguintes. Em consequência, aqueles que contribuem em maior número têm a mais elevada influência nas características hereditárias das gerações subsequentes.

Evolução significa mudança, no tempo, das características herdáveis de uma população ou espécie. Dadas essas quatro verdades, fica evidente que as características hereditárias que definem uma população inevitavelmente irão mudar. A evolução é inevitável.

"a sobrevivência do mais apto"?

Mas quais indivíduos fazem contribuições desproporcionalmente maiores para as gerações seguintes e, em consequência, determinam a direção que a evolução toma? A resposta é: aqueles que foram mais capazes de sobreviver

aos riscos e às catástrofes do ambiente em que nasceram e cresceram, bem como aqueles que, tendo sobrevivido, foram favorecidos reprodutivamente pelos ambientes onde viviam. Dessa forma, as interações entre organismos e seus ambientes – a essência da ecologia – apoia-se no âmago do processo de evolução por seleção natural.

O filósofo Herbert Spencer descreveu o processo como "a sobrevivência daquele com maior valor adaptativo" e a frase entrou para a linguagem do cotidiano – o que é lamentável. Primeiro, sabemos hoje que a sobrevivência é somente parte da história; a reprodução diferencial é muitas vezes igualmente importante. Contudo, mais preocupante é que, mesmo se nos limitarmos à sobrevivência, a frase não nos leva a lugar nenhum. Quem são os de maior valor adaptativo? – aqueles que sobrevivem. Quem sobrevive? – aqueles de maior valor adaptativo. Não obstante, a expressão valor adaptativo (*fitness*) é geralmente usada para descrever o sucesso de indivíduos no processo de seleção natural. Em determinado ambiente, alguns indivíduos sobreviverão melhor, reproduzirão mais e irão deixar mais descendentes – eles terão maior valor adaptativo do que outros.

a seleção natural não tem nenhum objetivo futuro

Darwin tinha sido bastante influenciado pelos avanços dos agricultores e pecuaristas – por exemplo, a extraordinária variedade de pombos, cães e outros animais domésticos que haviam sido deliberadamente criados pela seleção de pais com caracteres melhorados. Ele e Wallace viram a natureza fazendo a mesma coisa – "selecionando" aqueles indivíduos que sobreviveram de populações que se multiplicavam em excesso – daí então a expressão "seleção natural". Porém, mesmo essa expressão pode dar uma impressão errada. Existe uma grande diferença entre a seleção natural e aquela provocada pelo homem. A seleção artificial tem um objetivo definido – obter um cereal mais produtivo, criar um cão de estimação mais atrativo ou uma vaca que produza mais leite. A natureza, contudo, não tem objetivos. A evolução acontece porque alguns indivíduos sobreviveram e se reproduziram com mais sucesso, não porque eles foram de alguma forma escolhidos ou selecionados como melhoramentos para o futuro.

Por isso, pode-se dizer que os ambientes existentes no passado selecionaram características particulares dos indivíduos que vemos nas populações atuais. Tais características são "apropriadas" aos ambientes dos dias de hoje somente porque estes tendem a permanecer inalterados ou, pelo menos, mudar muito vagarosamente. Será visto no final deste capítulo que, quando os ambientes mudam com maior rapidez, em geral sob a influência humana, os organismos podem se achar, por um tempo, "abandonados" pelas experiências de seus ancestrais.

2.3 Evolução em nível intraespecífico

para entendermos a evolução das espécies, precisamos entender a evolução intraespecífica

O mundo natural não é composto de um *continuum* de tipos de organismos, cada um se sobrepondo ao seu próximo; reconhecemos os limites existentes entre um tipo de organismo e outro. Num dos grandes feitos das ciências biológicas, Lineu, em 1735, idealizou um sistema ordenado para denominar as diferentes categorias. A genialidade deste deve-se, em parte, ao reconhecimento da existência de atributos, tanto de plantas quanto de animais, que não eram fa-

cilmente modificados pelo ambiente, e que essas características "conservativas" eram especialmente úteis para classificar os organismos. Nas angiospermas, a forma das flores é particularmente estável. Não obstante, dentro do que reconhecemos como uma espécie, geralmente existe considerável variação, da qual uma parte é hereditária. Afinal, é dentro do espectro dessa variação intraespecífica que os especialistas em melhoramento animal e vegetal trabalham. Na natureza, parte dessa variação intraespecífica está claramente correlacionada com variações ambientais e representam especializações em nível local.

Darwin denominou seu livro *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, porém a evolução por seleção natural é responsável por muito mais do que criar novas espécies. A seleção natural e a evolução ocorrem *dentro* da espécie e sabemos, hoje, que podemos estudá-las atuando durante o tempo de duração de nossas próprias vidas. Além disso, precisamos estudar como a evolução ocorre em nível intraespecífico, caso queiramos entender a origem de espécies novas.

2.3.1 Variação geográfica intraespecífica

as características de uma espécie podem variar ao longo de sua amplitude de distribuição geográfica

Considerando que os ambientes experimentados por uma espécie em partes distintas de sua distribuição diferem entre si (pelo menos em parte), devemos esperar que a seleção natural tenha favorecido a existência de variantes das espécies em diferentes locais. Porém, a evolução força as características populacionais a divergirem entre si: (i) somente se existir variação hereditária suficiente sobre a qual a seleção possa agir e (ii) desde que as forças seletivas que favorecem a divergência sejam suficientemente fortes para contrapor a miscigenação e a hibridação de indivíduos de locais diferentes. Duas populações não divergirão completamente se seus membros (ou, no caso das plantas, seus grãos de pólen) migrarem continuamente entre elas, acasalando-se e misturando seus genes.

Arabis fecunda (sapphire rockcress) é uma espécie herbácea perene rara, restrita aos solos de afloramentos calcários no oeste de Montana. Na realidade, a espécie é tão rara que existem apenas 19 populações, separadas em dois grupos ("de alta" e "de baixa" altitude) por uma distância de aproximadamente 100 km. A possível existência de adaptação local, neste caso, é de importância prática: quatro das populações de baixa altitude estão sob a ameaça da expansão de áreas urbanas e podem requerer reintrodução de outros lugares, em caso de serem mantidas. A reintrodução pode falhar se a adaptação local for demasiadamente pronunciada. A observação das plantas em seus próprios hábitats e a verificação das diferenças existentes entre elas não nos dirão se houve adaptação local no sentido evolutivo. As diferenças podem simplesmente resultar de respostas imediatas a ambientes contrastantes, realizadas por plantas que são essencialmente as mesmas. Nesse sentido, plantas de baixa e elevada altitudes foram cultivadas juntas no mesmo jardim (Figura 2.2a), eliminando assim qualquer influência de diferenças ambientais. Os locais de altitude baixa estavam mais sujeitos à seca: tanto o ar quanto o solo estavam mais quentes e secos; nos locais de cultivo no mesmo jardim, as plantas de altitude baixa eram de fato significativamente mais tolerantes à seca: por exemplo, elas apresentaram uma maior "eficiência no uso da água" (sua taxa de perda de água pelas

(a) Experimentos no mesmo jardim

(b) Experimentos de transplantes recíprocos

Figura 2.2

Experimentos no mesmo jardim (a) e de transplantes recíprocos (b) comparam a *performance* de organismos de diferentes populações da mesma espécie. No primeiro, os organismos são coletados de diversas fontes sob as mesmas condições. No último, organismos de dois (ou mais) hábitats são coletados de seu próprio hábitat e cultivados junto a organismos residentes em seu próprio hábitat, em um delineamento "equilibrado" de tal forma que todos os organismos são cultivados em hábitats "nativos" e todos em hábitats "exóticos".

folhas foi pequena quando comparada à taxa de assimilação de dióxido de carbono), tendo sido também muito mais altas e "mais amplas" (Figura 2.3).

variação ao longo de distâncias muito curtas

Uma diferença em escala espacial muito menor foi demonstrada em um local denominado Abraham's Bosom, na costa norte do país de Gales. Nesse local há um mosaico de hábitats muito diferentes, junto à margem entre costões marinhos rochosos e pastagens. Em muitos desses hábitats, ocorre uma espécie comum de gramínea (*Agrostis stolonifera*). A Figura 2.4 exibe o mapa do local e uma das transecções na qual as plantas foram amostradas; ela também apresenta os resultados, quando as plantas, localizadas nos pontos de amostragem ao longo da transecção, foram cultivadas no mesmo jardim. Segmentos

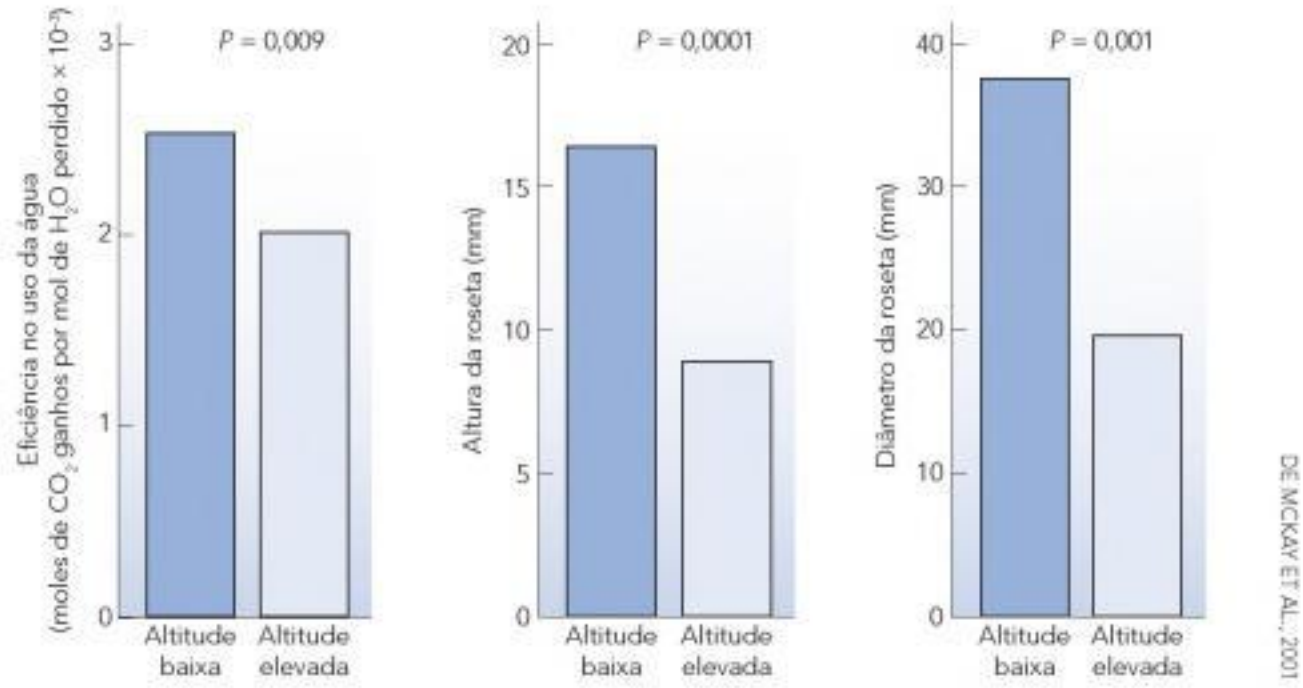
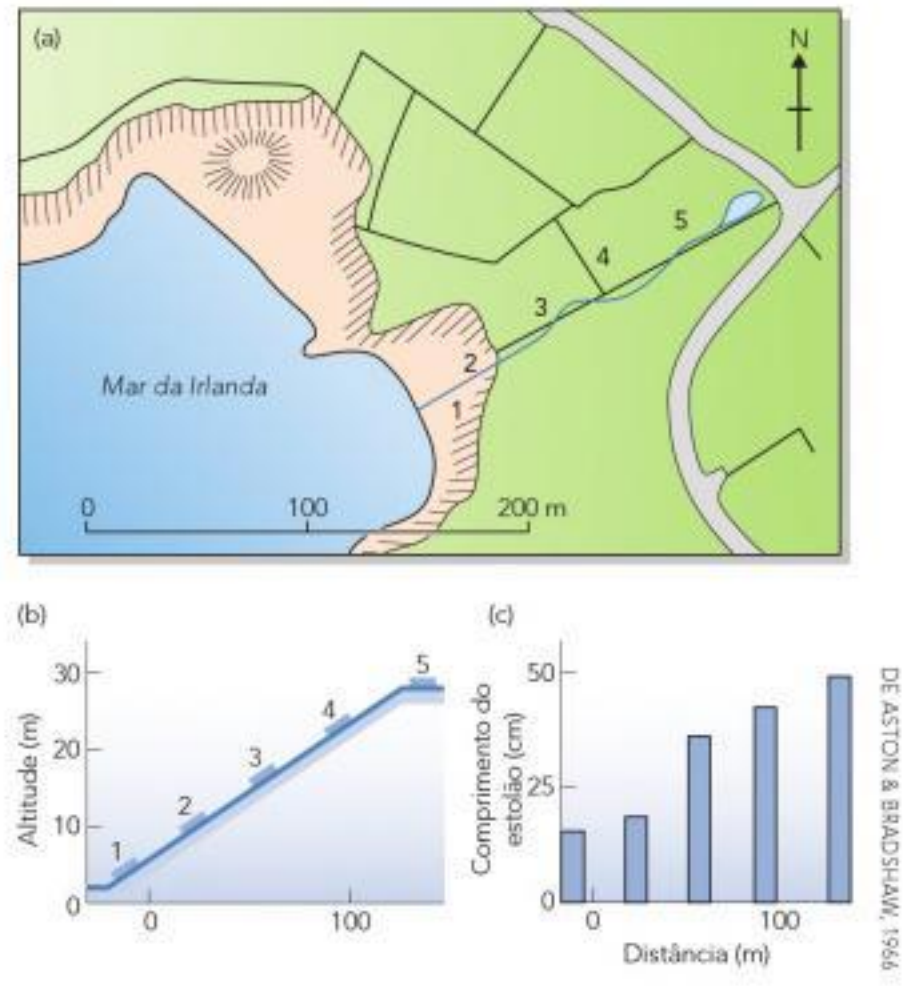

Eficiência no uso da água
(moles de CO_2 ganhos por mol de H_2O perdido × 10^{-3})
P = 0,009
Altitude baixa
Altitude elevada
Altura da roseta (mm)
P = 0,0001
Diâmetro da roseta (mm)
P = 0,001
DE MCKAY ET AL., 2001

Figura 2.3
Quando plantas de *Arabis fecunda* provenientes de locais de baixa (propensos à seca) e de elevada altitudes foram cultivadas juntas no mesmo jardim, houve adaptação local; aquelas oriundas de baixa altitude tiveram significativamente maior eficiência no uso da água, além de formarem rosetas mais altas.

de caules dessa gramínea formam raízes rapidamente, de modo que vários indivíduos independentes enraizados podem ser clonados a partir de uma única planta obtida no campo. Cada uma de quatro plantas obtidas de cada ponto de amostragem estava representada por cinco réplicas clonais (delas mesmas) enraizadas. As plantas se propagam mediante a emissão de caules (estolões) sobre a superfície do solo; o crescimento das plantas foi comparado por meio da

Figura 2.4
(a) Mapa de Abraham's Bosom; local escolhido para um estudo sobre ocorrência de evolução ao longo de distâncias pequenas. A área verde corresponde à pastagem manejada; a área castanho-clara corresponde aos costões rochosos direcionados para o mar. Os números indicam os locais onde a gramínea *Agrostis stolonifera* foi amostrada. Observe que a área toda tem uma extensão de apenas 200 m. (b) Uma transecção perpendicular à área de estudo, mostrando uma mudança gradual da pastagem para as condições do costão rochoso. (c) Comprimento médio dos estolões produzidos no jardim experimental pelas plantas coletadas a partir da transecção.



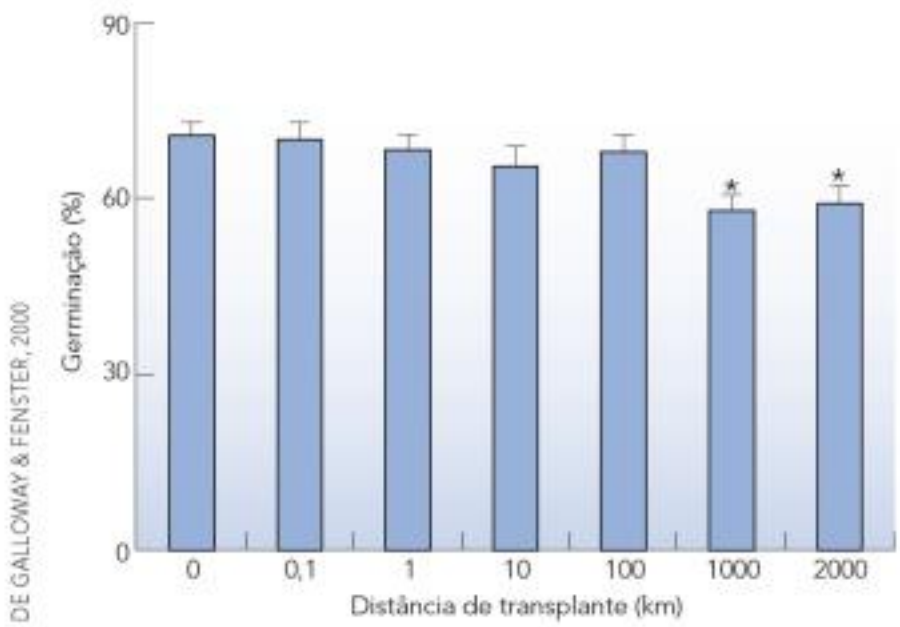
medição dos comprimentos desses estolões. No campo, foi constatado que as plantas localizadas nos costões formavam apenas estolões curtos, enquanto os das plantas de pastagem eram longos. No jardim experimental, tais diferenças foram mantidas, embora os pontos de amostragem estivessem afastados por apenas 30 m aproximadamente – certamente dentro da amplitude de dispersão dos grãos de pólen entre plantas. De fato, ao longo da transecção, houve correspondência entre a mudança gradual do ambiente e a mudança gradual do comprimento dos estolões, presumidamente com base genética, já que esta foi aparente no mesmo jardim experimental. Mesmo ao longo desta escala pequena, as forças de seleção parecem sobrepujar as forças de hibridação.

Por outro lado, seria um erro imaginar que a seleção local sempre se sobressai em relação à hibridação, ou seja, que todas as espécies exibem variantes geograficamente distintas com base genética. Por exemplo, em um estudo com *Chamaecrista fasciculata*, uma leguminosa anual ocorrente em hábitats alterados no leste da América do Norte, foram cultivadas plantas num mesmo jardim experimental, as quais foram coletadas no local "original" ou transplantadas de distâncias afastadas deste relativas a 0,1, 1, 10, 100, 1.000 e 2.000 km. Cinco características foram medidas: germinação, sobrevivência, biomassa da parte vegetativa, produção de frutos e o número de frutos produzidos por semente plantada. Porém, para todos os parâmetros, em todas as repetições, houve pouca ou mesmo nenhuma evidência de adaptação local, exceto em escala espacial maior (p. ex., Figura 2.5). Existe "adaptação local", mas claramente ela não é *tão* local assim.

Podemos também testar se os organismos evoluíram para se tornarem especializados em viver em ambientes locais. Isto é realizado mediante experimentos de *transplantes recíprocos* (ver Figura 2.2b), comparando seus desempenhos quando cultivados "em casa" (i.e., nos seus hábitats originais) e "longe de casa" (i.e., no hábitat dos outros).

transplantes recíprocos testam o ajuste entre organismos e seu ambiente – anêmonas-do-mar transplantadas em cada hábitat das outras

Pode ser difícil detectar especializações locais em animais transplantando-os para os hábitats dos outros; se não forem satisfatórios, serão abandonados pela maioria das espécies. Porém, invertebrados, tais como os corais e as anêmonas-do-mar, são sedentários, e alguns podem ser retirados de um local e estabelecidos em outro. A anêmona-do-mar *Actinia tenebrosa* é encontrada nas poças dos cabos existentes na costa de Nova Wales do Sul, Austrália. Ayre (1985) escolheu



DE GALLOWAY & FENSTER, 2000

Figura 2.5
Percentagem de germinação, em um jardim experimental, de populações de *Chamaecrista fasciculata* provenientes do local ou transplantadas de diferentes distâncias ao longo de uma transecção no Kansas, para testar a existência de adaptação local. Os dados de 1995 e 1996 foram agrupados porque não diferem estatisticamente. As populações que diferem daquela do hábitat original ($P < 0,05$) são indicadas por asterisco. A adaptação local ocorre somente na escala espacial maior.

três colônias localizadas em cabos distantes 4 km entre si, nos quais a anêmona era abundante. Dentro de cada colônia, ele selecionou três locais para transplante (cada um com extensão de 3 a 5 m de comprimento) sobre os quais dispôs três faixas de 1 m de largura cada – duas para receber as anêmonas dos locais afastados e uma para "transplantar" os indivíduos do próprio local. Ayre removeu todas as anêmonas presentes nas áreas experimentais e nelas realizou os transplantes. As anêmonas multiplicam-se por clonagem, produzindo uma prole de juvenis assexuados. O número de juvenis produzidos por adulto foi usado como uma medida do desempenho das anêmonas provenientes do próprio e de outros locais.

A proporção de adultos encontrados produzindo juvenis 11 meses mais tarde é apresentada na Tabela 2.1. As anêmonas originalmente coletadas em Green Island tiveram maior sucesso na produção de juvenis, após serem transplantadas tanto do próprio local quanto de fora, e não apresentaram qualquer especialização aos seus próprios ambientes. Entretanto, em todos os outros experimentos uma maior proporção de anêmonas produziu juvenis no próprio hábitat do que naqueles afastados dele: uma forte evidência da evolução de especialização local. Em experimentos posteriores, Ayre (1995) retirou anêmonas de vários locais, conforme havia feito antes, mas as manteve por um período de aclimatação em um local comum, antes de transplantá-las dentro do delineamento experimental de transplantes recíprocos. Tal teste, de grau mais rigoroso, confirmou os resultados mostrados na Tabela 2.1.

um experimento de transplante recíproco envolvendo uma planta

Um outro experimento do tipo transplante recíproco foi conduzido com o trevo branco (*Trifolium repens*), o qual forma clones em pastagens manejadas. Para determinar se as características de cada clone correspondiam às características de seus ambientes, Turkington e Harper (1979) removeram plantas de posições marcadas no campo e as multiplicaram por clonagem num ambiente comum de uma estufa. Depois disso, transplantaram amostras de cada clone para os gramados dos locais da vegetação de onde eles tinham sido retirados,

Tabela 2.1

Experimento de transplantes recíprocos com a anêmona-do-mar *Actinia tenebrosa*: a, b e c são as três réplicas em cada colônia. Em cada caso é mostrada a proporção de adultos que foram encontrados produzindo jovens. Os transplantes de volta para os sítios originais são mostrados em negrito.

	TRANSPLANTADAS PARA		
PROCEDÊNCIA	GREEN ISLAND	SALMON POINT	STRICKLAND BAY
Green Island	a **0,42**	0,68	0,78
	b **0,80**	0,63	0,75
	c **0,67**	0,62	0,61
Salmon Point	a 0,11	**0,42**	0,13
	b 0,18	**0,43**	0,28
	c 0,00	**0,50**	0,40
Strickland Bay	a 0,11	0,06	**0,33**
	b 0,00	0,06	**0,27**
	c 0,04	0,20	**0,27**

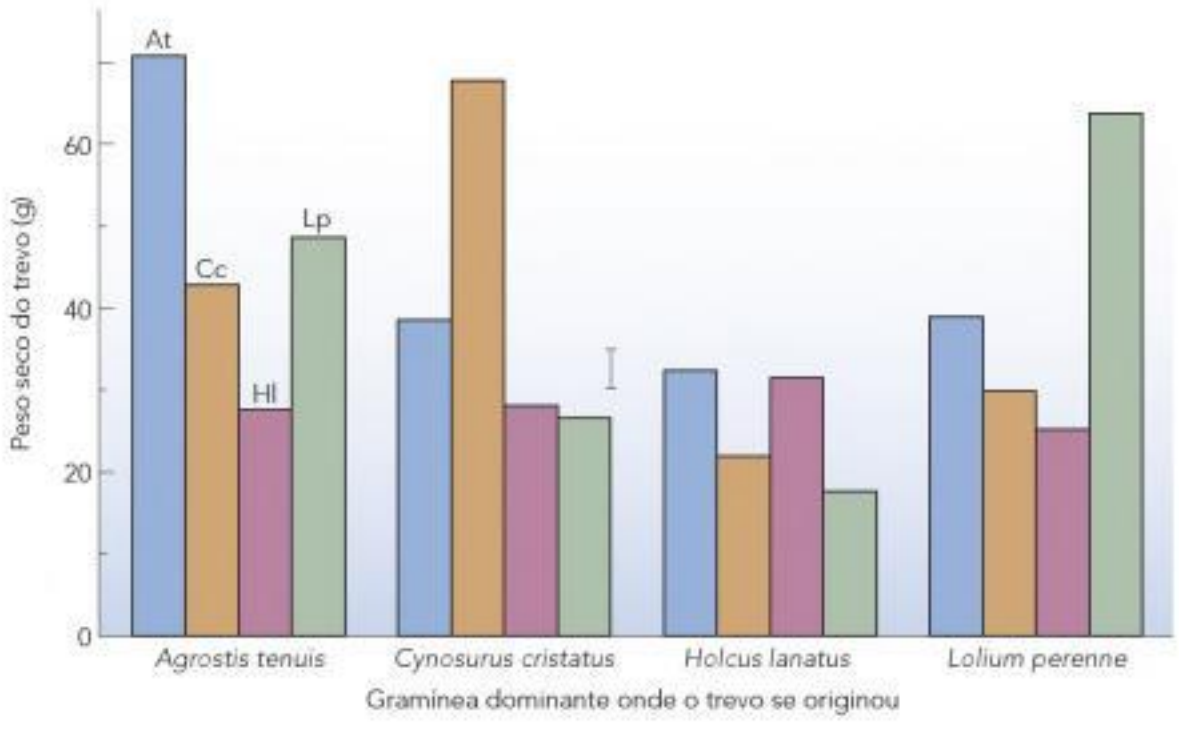
DE AYRE, 1985

bem como para os locais de onde todos os outros haviam sido retirados. As plantas foram mantidas em crescimento por um ano antes de serem removidas, secadas e pesadas. O peso médio das plantas de trevo transplantadas no seu próprio ambiente foi de 0,89 g, enquanto o das provenientes de longe foi somente de 0,52 g, correspondendo a uma diferença estatística altamente significativa.

Os indivíduos de trevo foram escolhidos de manchas em que predominavam quatro espécies de gramíneas. Por isso, em um segundo experimento, amostras de clones foram plantadas em parcelas experimentais contendo populações das quatro gramíneas em alta densidade (Figura 2.6). A produção média dos trevos cultivados com as gramíneas vizinhas originais foi de 59,4 g; a produção média com as gramíneas "estranhas" foi de 31,9 g, correspondendo novamente a uma diferença altamente significativa. Assim, os clones de trevo na pastagem evoluíram e se tornaram especializados, de tal forma que eles apresentam melhor desempenho (crescem mais) no seu próprio ambiente e com seus vizinhos mais próximos.

seleção natural por predação: um experimento de campo controlado sobre evolução de peixes

Na maioria dos exemplos até agora, as variantes geográficas das espécies foram identificadas, mas não as forças seletivas que as favorecem. Isto não é verdadeiro para o próximo exemplo. O gupi (*Poecilia reticulata*), um pequeno



DE TURKINGTON & HARPER, 1979

Figura 2.6

Indivíduos de trevo branco (*Trifolium repens*) foram coletados em manchas de um campo de pastagem permanente, nas quais predominavam quatro espécies de gramíneas: *Agrostis tenuis* (At), *Cynosurus cristatus* (Cc), *Holcus lanatus* (Hl) e *Lolium perenne* (Lp). Os indivíduos de trevo foram multiplicados por clonagem e transplantados (em todas as combinações possíveis) para parcelas que tinham sido semeadas com as quatro espécies de gramíneas. Os histogramas mostram o peso médio dos clones transplantados após o crescimento durante 12 meses. A barra vertical indica a diferença entre a altura de qualquer par de colunas que é estatisticamente significativa ($P < 0,05$). Observe, no painel dos quatro histogramas da esquerda, como o trevo que veio de uma mancha de *Agrostis tenuis* cresceu significativamente melhor na presença desta gramínea (At) do que na de qualquer outra espécie. (Cc, Hl, Lp). Padrões equivalentes são vistos para o trevo originário de manchas de *Cynosurus cristatus* e *Lolium perenne* (crescimento mais pronunciado do trevo com Cc e Lp, respectivamente). O trevo originário de manchas de *Holcus lanatus* não seguiu a tendência geral, crescendo tão bem com At quanto com Hl.

peixe de água doce do nordeste da América do Sul, tem sido o material utilizado em uma série clássica de experimentos evolutivos. Em Trinidad, muitos rios fluem nas encostas voltadas para o norte e são subdivididos por cachoeiras que isolam as populações de peixes presentes acima e abaixo das quedas d'água. Os gupis estão presentes em quase todos esses corpos d'água; nas partes mais baixas, em direção à foz, eles se deparam com várias espécies de peixes predadores, os quais inexistem nas altitudes maiores, próximas às nascentes. As populações de gupis de Trinidad diferem entre si em quase todos os atributos que os biólogos examinaram. Entre estes, 47 tendem a variar de forma associada (eles *covariam*) e com a intensidade de risco aos predadores. Essa correlação sugere que as populações de gupis têm sido sujeitas à seleção natural pelos predadores. Mas o fato de dois fenômenos terem correlação não prova que um é causa do outro. Somente experimentos conduzidos sob condições controladas podem estabelecer causa e efeito.

Onde os gupis foram total ou parcialmente excluídos dos predadores, os machos apresentam ornamentação brilhante, com número e tamanho diferentes de manchas coloridas (Figura 2.7). As fêmeas são opacas, pouco ornamentadas e inconspícuas (para nós, pelo menos). Sempre que estudamos a seleção natural em ação, torna-se claro que nela estão envolvidas concessões. Para cada força de seleção que favorece mudança existe outra em oposição, em resistência à mudança. A cor nos gupis machos é um bom exemplo. As fêmeas dos gupis preferem acasalar-se com os machos mais vistosos – mas estes são os mais prontamente capturados por predadores porque são mais facilmente vistos.

Esse fato estabelece a base para alguns experimentos reveladores sobre ecologia evolutiva. Populações de gupis foram estabelecidas em tanques localizados numa estufa e expostos a diferentes intensidades de predação. O número de manchas coloridas por gupi caiu rápida e acentuadamente quando a população sofreu intensa predação (Figura 2.8a). Após, em um experimento de campo, 200 gupis foram removidos de um local próximo à foz do Rio Aripo, onde os predadores eram comuns, e introduzidos em local próximo às nascentes, onde não existiam nem gupis nem predadores. Os gupis transplantados prosperaram no novo local e dentro de dois anos os machos tinham mais manchas, que eram também maiores e mais variadas em cor (Figura 2.8b). A escolha por parte das fêmeas em favor dos machos mais decorados e vistosos tinha levado a um efeito

Figura 2.7
Macho e fêmea de gupie (*Poecilia reticulata*), mostrando dois machos coloridos em comportamento de corte com uma fêmea tipicamente pouco vistosa.

CORTESIA DE ANNE MAGURRAN

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

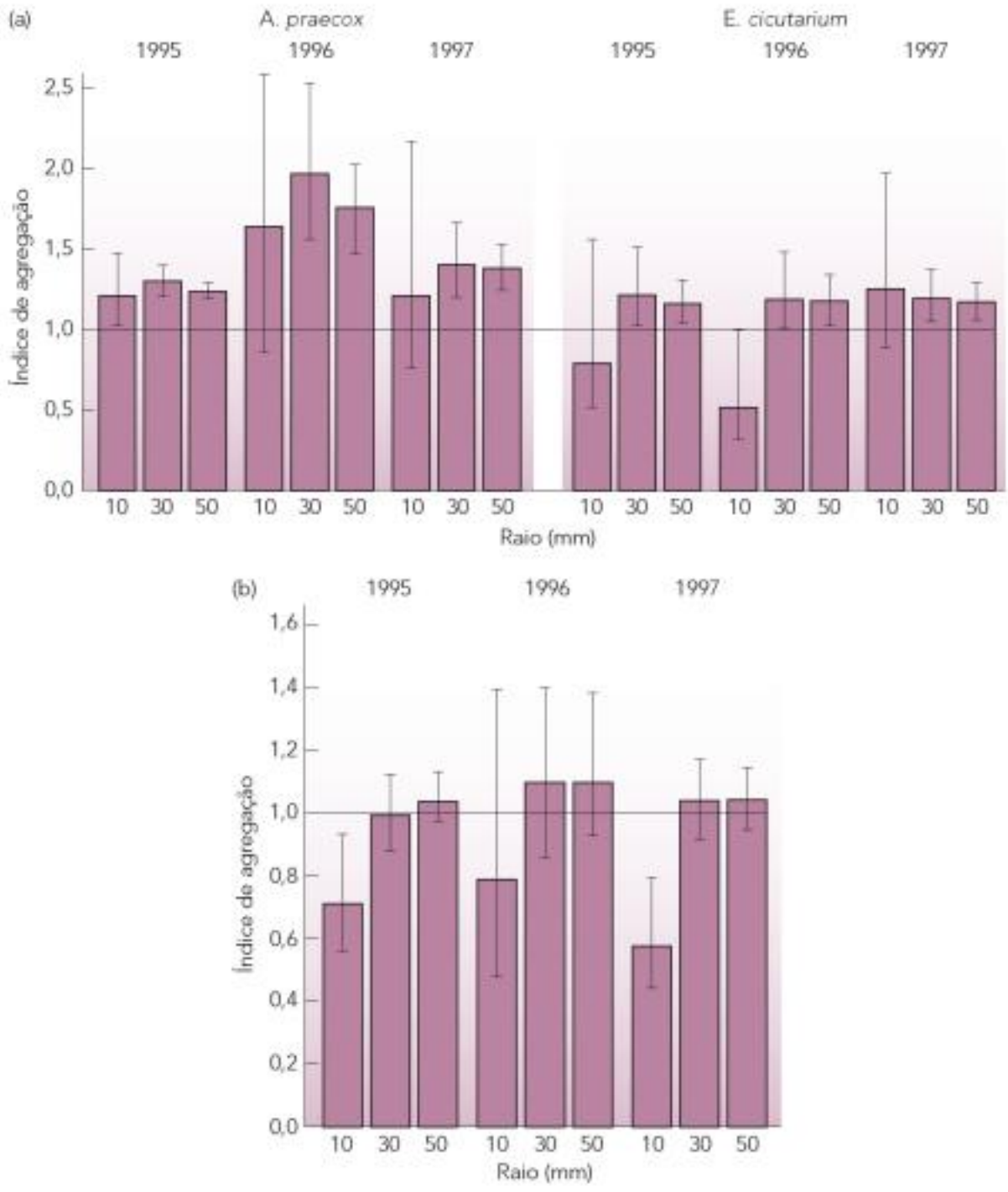
You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



ADAPTADA DE COOMES ET AL., 2002

Figura 6.9
(a) Distribuição espacial de duas espécies de dunas arenosas, *Aira praecox* e *Erodium cicutarium*, em local a noroeste da Inglaterra. O índice de agregação 1 indica uma distribuição aleatória. Índices maiores do que 1 indicam agregação (agrupamento) dentro de manchas com o raio como é especificado; valores menores do que 1 indicam uma distribuição regular. Barras representam intervalos de confiança de 95%. (b) Associação entre *A. praecox* e *E. cicutarium* em cada um dos 3 anos. Um índice de associação maior do que 1 indicaria que as duas espécies tenderam a ser encontradas juntas mais do que seria esperado somente pelo acaso em manchas com o raio como é especificado; valores menores do que 1 indicam uma tendência de se encontrar uma espécie ou a outra. Barras representam intervalos de confiança de 95%.

melhorou a *performance* das três competidoras inferiores. Novamente, a coexistência de competidores foi favorecida não pela diferenciação de nichos, mas simplesmente por um tipo de heterogeneidade que é típica do mundo natural: a agregação garantiu que a maioria dos indivíduos competissem com os membros de sua própria espécie e não de outras.

Estes estudos e outros similares levam a um longo caminho no sentido de explicar a coocorrência de espécies que em ambientes constantes provavelmente excluiriam uma à outra. O ambiente quase nunca é invariável o suficiente para que a exclusão competitiva siga seu curso ou para que o resultado seja o mesmo através da paisagem.

6.3 Efeitos evolutivos da competição interespecífica

evitação evolutiva à competição

Colocando de lado o fato de que a heterogeneidade do ambiente assegura que as forças da competição interespecífica sejam frequentemente muito menos profundas do que de outro modo seriam, o potencial da competição interes-

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

RESUMO

Efeitos ecológicos da competição interespecífica

A essência da competição interespecífica é que indivíduos de uma espécie sofrem a redução na fecundidade, sobrevivência ou crescimento, como resultado da exploração de recursos ou interferência de indivíduos de outras espécies.

As espécies, frequentemente, são excluídas pela competição interespecífica dos lugares nos quais elas poderiam existir perfeitamente bem na ausência de competição interespecífica.

No contexto da competição por exploração, o competidor de maior sucesso é aquele que explora mais efetivamente os recursos compartilhados. Duas espécies que explorem dois recursos podem competir e ainda coexistir quando cada espécie mantiver um dos recursos num nível que seja muito baixo para a exploração efetiva pela outra espécie.

Um nicho fundamental é a combinação de condições e recursos que permitem a uma espécie existir quando considerada em isolamento de qualquer outra espécie. Já o seu nicho realizado é a combinação de condições e recursos que permitem a ela existir na presença de outra espécie que pode ser prejudicial à sua existência – especialmente competidores interespecíficos.

O Princípio da Exclusão Competitiva supõe que, se duas espécies de competidores coexistirem em um ambiente estável, elas o fazem como um resultado da diferenciação de seus nichos realizados. Entretanto, se não existir tal diferenciação ou se esta for impedida pelo hábitat, uma das espécies competidoras eliminará ou excluirá a outra. Contudo, sempre quando vemos espécies em coexistência apresentando nichos diferentes, não é racional aceitar prontamente a conclusão de que tal princípio encontra-se em operação.

O único teste apropriado para determinar se a competição ocorre entre espécies é manipular a abundância de cada competidor e observar a resposta de sua contraparte.

Os ambientes são em geral fragmentos de hábitats favoráveis e desfavoráveis; com frequência, as manchas encontram-se disponíveis apenas temporariamente, aparecendo em tempos e locais imprevisíveis. Sob tais condições variáveis, a competição poderá só raramente "seguir seu curso".

Efeitos evolutivos da competição interespecífica

Embora as espécies possam não estar presentemente competindo, seus ancestrais podem ter competido. Podemos esperar que as espécies tenham desenvolvido características que lhes assegurem competir menos, ou em nada, com os membros de outras espécies. Competidores coexistentes nos dias atuais e espécies em coexistência que desenvolveram a capacidade de evitar a competição podem parecer as mesmas, pelo menos superficialmente.

Ao invocar algo que pode não ser observado diretamente – "o fantasma de competição passada" – é impossível provar a existência de um efeito evolutivo da competição interespecífica. Entretanto, estudos com base na observação cuidadosa têm revelado algumas vezes padrões que são difíceis de explicar de alguma outra maneira.

Competição interespecífica e estrutura da comunidade

A competição interespecífica tende a estruturar as comunidades agindo dentro de guildas – grupos de espécies que exploram de maneira similar as mesmas classes de recursos.

A complementaridade de nichos pode ser distinguida em algumas comunidades, onde espécies em coexistência que ocupam uma posição similar ao longo de uma dimensão de nicho tendem a diferir ao longo de outra dimensão.

Os nichos podem ser diferenciados através da utilização diferencial de recursos. Em

Material com direitos autorais

muitos casos, contudo, a utilização diferencial de recursos se expressará como diferenciação de micro-hábitats entre as espécies ou uma diferença na distribuição geográfica. Alternativamente, a utilização diferencial de recursos pode expressar-se como uma separação temporal entre as espécies. Os nichos também podem ser diferenciados baseando-se nas condições. Isto igualmente pode expressar-se como diferenciação de micro-hábitats ou como uma diferença na distribuição geográfica ou como uma separação temporal.

Quão significativa é a competição interespecífica na prática?

Levantamentos de estudos publicados sobre competição indicam que a competição encontra-se amplamente distribuída nos dias atuais, mas esses ampliam, em uma dimensão não conhecida, a frequência verdadeira de competição.

A teoria da competição interespecífica prevê que os nichos de espécies de competidores deveriam ser arranjados de maneira mais regular, em vez de aleatoriamente em espaço de nicho, que um reflexo disso deveria ser uma diferenciação morfológica maior do que o esperado ao acaso, e que competidores deveriam ser negativamente associados em suas distribuições. Os modelos neutros foram desenvolvidos para determinar o que o padrão da comunidade deveria parecer na ausência de competição interespecífica. As comunidades naturais estão algumas vezes estruturadas de tal modo que fazem com que seja difícil negar a influência da competição.

QUESTÕES DE REVISÃO

Asteriscos indicam questões desafiadoras.

1 Alguns experimentos referentes à competição interespecífica têm monitorado as densidades populacionais das espécies envolvidas e seus impactos sobre os recursos. Por que é desejável monitorar ambos?

2 A competição interespecífica pode ser um resultado da exploração dos recursos ou da interferência direta. Dê um exemplo de cada e compare suas consequências para as espécies envolvidas.

3 Defina nicho fundamental e nicho realizado. Como esses conceitos nos ajudam a entender os efeitos de competidores?

4 Com a ajuda de um exemplo de uma planta e de um animal, explique como duas espécies podem coexistir pela manutenção de recursos diferentes em níveis que sejam muito baixos para a exploração efetiva por outras espécies.

5* Defina o Princípio da Exclusão Competitiva. Quando vemos espécies com nichos diferentes coexistirem, é razoável concluir que este é o Princípio em ação?

6 Explique como a heterogeneidade do ambiente pode permitir a um competidor aparentemente "fraco" coexistir com uma espécie que pode excluí-lo.

7* O que é o "fantasma de competição passada"? Por que é impossível provar a existência de um efeito evolutivo da competição interespecífica?

8 Dê um exemplo para cada uma das diferenciações de nichos, envolvendo propriedades fisiológicas, morfológicas e comportamentais de espécies em coexistência. Como essas diferenças podem ter surgido?

9 Defina "complementaridade de nicho" e, com a ajuda de um exemplo, explique como ela poderá ajudar a explicar a coexistência de muitas espécies em uma comunidade.

10* Discuta os pontos contra e a favor do uso do enfoque dos "modelos neutros" para avaliar os efeitos da competição na composição da comunidade.

Material com direitos autorais

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

sumo de energia é mais alta *ou* onde o risco de períodos extensos de baixo consumo é menor?

- O local escolhido por um predador reflete apenas o consumo de energia esperado? Ou parece ter algum balanço deste em relação ao risco de ser predado por seus predadores (Figura 7.13b)?
- Por quanto tempo um predador tende a permanecer em um local – digamos, uma mancha de ambiente – antes de deslocar-se para outro (Figura 7.11c)? Ele permanece por períodos extensos e assim evita efetivar deslocamentos improdutivos de uma mancha para outra? Ou ele deixa a mancha mais cedo, antes de seus recursos terem sido exauridos?
- Quais são os efeitos de outros predadores competidores ao forragear no mesmo hábitat (Figura 7.11d)? O consumo de energia líquida esperado de um dado local é hoje presumidamente um reflexo tanto de sua produtividade intrínseca quanto do número de forrageadores em competição. Qual é a distribuição esperada de predadores com um todo sobre as várias manchas do hábitat?
- A "pergunta" restante, na Figura 7.13e, e aquela para a qual agora nos voltamos no Quadro 7.1, para uma completa descrição da abordagem do forrageio ótimo, diz respeito à *amplitude da dieta*. Nenhum predador pode ser possivelmente capaz de consumir todos os tipos de presa. Restrições morfológicas simples impedem os mussaranhos de comerem corujas (embora os mussaranhos sejam carnívoros), bem como impedem os beija-flores de comerem sementes. Mesmo dentro de suas próprias restrições, entretanto, a maioria dos animais consome uma amplitude de itens alimentares mais estreita do que eles são morfologicamente capazes de ingerir.

7.1 ASPECTOS QUANTITATIVOS

Amplitude ótima da dieta

A amplitude da dieta é a faixa de variação dos tipos de alimentos consumidos por um predador. A fim de extrair previsões aplicáveis em larga escala sobre quando as dietas são provavelmente amplas ou estreitas, precisamos desnudar o ato de forrageio até a sua essência. Assim, podemos dizer que, para obter alimento, todo predador deve despender tempo e energia, primeiro na busca por sua presa e depois na manipulação dela (i.e., a perseguição, subjugação e ingestão). Durante a busca, um predador está propenso a encontrar uma ampla variedade de itens alimentares. A amplitude da dieta, portanto, depende da resposta dos predadores, uma vez que eles tenham encontrado as presas. Os generalistas, aqueles com uma dieta ampla, perseguem uma grande proporção dos tipos de presa que encontram. Os especialistas, aqueles com uma dieta estreita, continuam as buscas até encontrar a presa de seu tipo específico preferido.

Os generalistas têm a vantagem de despender relativamente pouco tempo de busca – a maior parte dos itens que encontram eles perseguem e, se tiverem sucesso, consomem. Mas eles sofrem a desvantagem de incluir em sua dieta itens com baixo proveito.

Isso quer dizer que os generalistas desfrutam de um consumo líquido de energia em grande parte do tempo – mas sua *taxa* de consumo é, em geral, relativamente baixa. Os especialistas, por outro lado, têm a vantagem de incluir em suas dietas apenas itens muito proveitosos. Mas eles sofrem a desvantagem de despender um tempo relativamente grande na busca de presas. Assim, os especialistas passam períodos relativamente longos com desperdício de energia líquida – mas, quando consomem algo energético, eles o fazem numa taxa relativamente elevada. A determinação da estratégia de forrageio ótimo prevista para um predador em particular compreende a determinação de como estes pontos a favor e contra deveriam ser balanceados no sentido de maximizar a taxa líquida *global* de consumo de energia, durante a busca e manipulação da presa (MacArthur & Pianka, 1966; Charnov, 1976).

Podemos iniciar considerando como verdadeiro que todo predador incluirá em sua dieta o tipo mais proveitoso de presa: isto é, aquele para o qual a taxa líquida de consumo de energia é a mais alta. Porém, ele deveria incluir igualmente o tipo mais proveitoso seguinte? Ou, quando ele encontra tal tipo de item, ele deveria ignorá-lo e seguir na busca pelo tipo *mais* proveitoso? E se ele incluir o segundo item mais proveitoso, o que fazer em relação ao terceiro? E em relação ao quarto? E assim por diante.

Considerando primeiro o "segundo tipo de alimento mais proveitoso". Quando irá recompensar ao predador incluir um item deste tipo em sua dieta (em termos energéticos)? A resposta é quando, tendo encontrado este item, sua taxa esperada de consumo de energia no tempo de manipulação despendido exceder a sua taxa de consumo esperada, se, em vez disso, continuasse na busca e manipulasse um item do tipo *mais* proveitoso. (Os tempos *esperados* são simplesmente os tempos médios para os itens de um tipo em particular.) Para expressar isso através de símbolos, designamos os tempos de busca e manipulação da presa mais proveitosa, respectivamente, por s_1 e h_1, e seu conteúdo energético por E_1, e o tempo de manipulação esperado para o segundo tipo mais produtivo por h_2, e seu conteúdo energético por E_2. Assim, recompensa ao predador aumentar a amplitude de sua dieta se E_2/h_2 (i.e., a taxa de ingestão energética por unidade de tempo, se ele manipular a segunda melhor presa) for maior do que $E_1/(s_1 + h_1)$ (a taxa de ingestão, se em vez disso ele buscar o tipo mais proveitoso).

Suponha agora que não recompensa ao predador expandir sua dieta. E quanto ao terceiro tipo de presa mais proveitosa? Argumentamos do mesmo modo que antes: recompensará ao predador incluir tal item em sua dieta se, quando ao encontrá-lo, sua taxa esperada de ingestão no tempo total de manipulação, h_3, exceder a taxa esperada caso ele busque e manipule *um dos* dois tipos mais proveitosos, ambos já incluídos em sua dieta. Então, se designarmos por $\bar{s}$, $\bar{h}$ e $\bar{E}$, respectivamente, o tempo de busca, de manejo e o conteúdo energético dos itens já constantes da dieta, recompensará ao predador expandir sua dieta se E_3/h_3 exceder $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ ou, de forma mais generalizada, se E_n/h_n exceder $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$, onde n refere-se geralmente ao "próximo" tipo de presa mais proveitoso (ainda ausente na dieta). As implicações ecológicas desta regra serão consideradas no texto principal.

previsões do modelo de dieta ótima

Em resumo, o Quadro 7.1 sugere que um predador deveria continuar a adicionar progressivamente à sua dieta itens menos proveitosos, desde que isso aumentasse a sua taxa global de consumo energético. Isso irá servir para maximizar sua taxa global de consumo de energia. Logo, esse "modelo de dieta ótima" leva a diversas previsões.

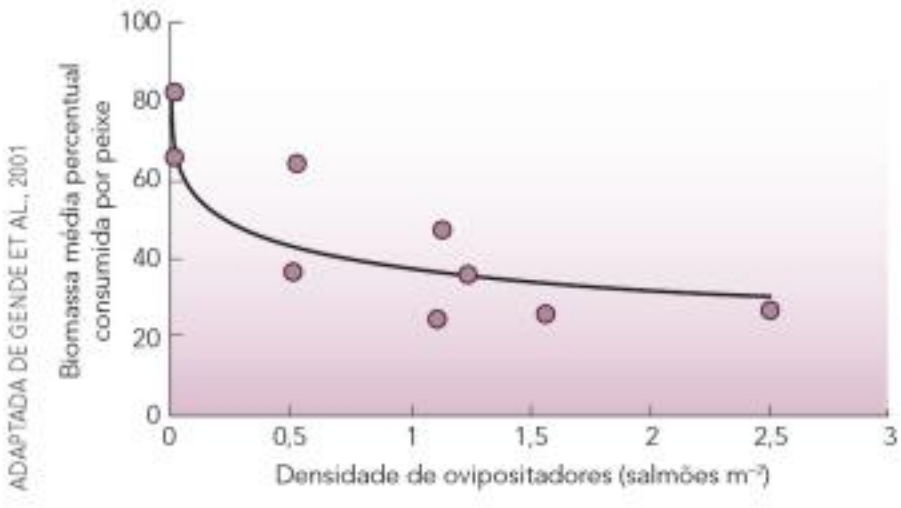
1 Predadores que apresentam tempos de manejo tipicamente curtos, comparados com seus tempos de busca, deveriam ser generalistas (i.e., ter die-

tas amplas), porque, graças ao pequeno tempo necessário para manipular um item de presa, que já tenha sido encontrado, eles podem, quase imediatamente após, iniciar uma nova busca. Essa previsão parece ser sustentada pelas dietas amplas de muitas aves insetívoras que se alimentam sobre árvores e arbustos. A busca é uma atividade que sempre consome tempo, mas a manipulação de insetos diminutos e estacionários leva um tempo insignificante e é quase sempre efetuada com sucesso. Dessa forma, uma ave tem algo a ganhar e virtualmente nada a perder ao consumir um item uma vez encontrado, e a produtividade global é maximizada por uma dieta abrangente.

2 Predadores com tempos de manipulação relativamente longos em comparação ao tempo de busca, ao contrário, deveriam ser especialistas: a maximização da taxa líquida de consumo de energia é alcançada pela inclusão somente dos itens mais produtivos na dieta. Por exemplo, os leões vivem quase constantemente à vista de suas presas, de modo que o tempo de busca é insignificante; por outro lado, o tempo de manipulação e em particular o tempo de perseguição podem ser longos (e consumir muita energia). Consequentemente, os leões se especializam naquelas presas que podem ser perseguidas com maior eficiência; os imaturos, os defeituosos e os velhos.

3 Tudo o mais sendo igual, um predador deveria ter uma dieta mais ampla num ambiente improdutivo (onde os itens de presa são relativamente raros e os tempos de busca, em geral, são relativamente grandes) do que num ambiente produtivo (onde os tempos de busca são em geral menores). Essa previsão é sustentada por um estudo sobre ursos pardos e pretos (*Ursos arctos* e *U. americanus*) alimentando-se de salmões na Baía de Bristol, no Alasca (Figura 7.14). Quando a disponibilidade de salmão era alta, os ursos consumiram menos biomassa por peixe capturado, concentrando-se nos peixes energeticamente ricos (aqueles que não tinham ovipositado) ou partes de corpo ricas em energia (ovos nas fêmeas, cérebro dos machos). Em essência, suas dietas tornaram-se mais especializadas quando as presas eram abundantes.

De forma geral, podemos ver como um enfoque evolutivo de forrageio ótimo pode nos ajudar a dar sentido ao comportamento de forrageio dos predadores – de que maneira ele prevê sobre o que pode ser esperado para determinado comportamento e que essas previsões podem ser apoiadas por exemplos reais.



ADAPTADA DE GENDE ET AL., 2001

Figura 7.14
À medida que a densidade (i.e., a abundância) de salmões ovipositando aumenta, a percentagem média de cada salmão consumido por ursos diminui: à medida que a abundância de presas aumenta, os predadores se tornam mais especializados.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

QUESTÕES DE REVISÃO

Asteriscos indicam questões desafiadoras.

1 Com a ajuda de exemplos, explique os hábitos alimentares de predadores verdadeiros, pastejadores, parasitos e parasitoides.

2* Os predadores verdadeiros, pastejadores e parasitos podem alterar o resultado de interações competitivas que envolvem suas populações de "presas". Discuta esta afirmação usando um exemplo de cada categoria.

3 Discuta as várias maneiras como as plantas podem "compensar" os efeitos da herbivoria.

4 A predação é "ruim" para a presa que é consumida. Explique por que ela pode ser benéfica para aquelas que não são consumidas.

5* Discuta os pontos a favor e contra, em termos energéticos, em relação a (i) ser um predador generalista em oposição a um especialista e (ii) ser um predador do tipo "senta-e-espera" em oposição a um forrageador ativo.

6 Em termos simples, explique por que existe uma tendência subjacente de populações de predadores e presas em flutuar em ciclos.

7* Você tem informações que mostram ciclos na natureza, entre populações de um predador verdadeiro, um pastejador e uma planta interagindo. Descreva um protocolo experimental para determinar se o ciclo deve-se à interação pastejador-planta ou predador-pastejador.

8 Defina interferência mútua e dê exemplos de predadores e parasitos verdadeiros. Explique como a interferência mútua pode amortecer ciclos populacionais inerentes.

9 Discuta a evidência apresentada neste capítulo sugerindo que a fragmentação do ambiente tem uma influência importante sobre a dinâmica de populações na interação predador-presa.

10 Com a ajuda de um exemplo, explique por que mais espécies de presa podem ser encontradas em comunidades sujeitas a uma intensidade de predação intermediária.

Material com direitos autorais

Capítulo 8

Ecologia evolutiva

CONTEÚDOS DO CAPÍTULO

8.1 Introdução
8.2 Ecologia molecular: diferenciação intra e interespecífica
8.3 Corridas armamentistas evolutivas
8.4 Interações mutualísticas

CONCEITOS-CHAVE

Neste capítulo, você:

- apreciará a gama de marcadores moleculares (DNA) que têm sido usados em ecologia
- entenderá como estes marcadores podem ser empregados na determinação do grau de subdivisão dentro das espécies, e no grau de separação entre espécies
- reconhecerá a importância da corrida armamentista coevolutiva na dinâmica das populações componentes, especialmente de plantas e seus insetos herbívoros, e de parasitos e seus hospedeiros
- entenderá a natureza de interações mutualísticas em geral e sua importância crucial tanto para as espécies em questão quanto para quase todas as comunidades do planeta
- apreciará as contribuições específicas de mutualismos em diversas áreas desde a agricultura, através do funcionamento de intestinos e raízes, até a fixação do nitrogênio pelas plantas

Material com direitos autorais

Vimos anteriormente que nada em ecologia faz sentido, exceto à luz da evolução. Porém algumas áreas da ecologia são ainda mais evolutivas do que outras. Podemos ter que examinar o interior dos indivíduos para analisarmos os detalhes dos genes que eles carregam, ou para reconhecer explicitamente o papel crucial e recíproco que as espécies desempenham na evolução umas das outras.

8.1 Introdução

No Capítulo 2, montamos o cenário para o restante deste livro ao ilustrarmos como – modificando levemente a famosa frase de Dobzhansky – "nada em ecologia faz sentido, exceto à luz da evolução". Porém, a evolução faz mais do que sustentar a ecologia (e todo o resto da biologia). Há diversas áreas na ecologia onde a adaptação evolutiva através da seleção natural exerce um papel tão importante que a expressão "ecologia evolutiva" é geralmente usada para descrevê-las. Em diversos capítulos anteriores, portanto, tópicos de ecologia evolutiva foram, de forma bastante natural, tratados como sendo partes integrais de questões ecológicas mais amplas. No Capítulo 3, analisamos a natureza e a importância de defesas que evoluíram para proteger plantas e presas de seus predadores. No Capítulo 5, vimos como padrões nas histórias de vida – tabelas de crescimento, reprodução e assim por diante – podem ser entendidos somente em relação aos padrões correspondentes nos hábitats nos quais os mesmos evoluíram. No Capítulo 6, avaliamos a competição interespecífica como uma força-motriz evolutiva, gerando padrões na coexistência e exclusão de espécies competidoras. E no Capítulo 7, discutimos o "forrageamento ótimo": a evolução de estratégias de comportamento que maximizam a aptidão do predador e, assim, moldam as suas interações dinâmicas com a sua presa.

Esta, naturalmente, não é uma coleção exaustiva de tópicos em ecologia evolutiva. No presente capítulo, portanto, abordamos muitos outros (embora a lista final continue pouco exaustiva). Enfocamos especialmente a *coevolução*: pares de espécies agindo como forças motrizes recíprocas na evolução umas das outras. A questão da "corrida armamentista" coevolutiva entre predadores e suas presas é abordada na Seção 8.3, com particular ênfase em interações hospedeiro-patógeno: cada adaptação na presa que a torna resistente ou evita os ataques de um predador e que provoca, então, uma adaptação correspondente neste, que aperfeiçoa sua capacidade de sobrepujar aquelas defesas. Contudo, nem todas as interações coevolutivas são antagônicas. Muitos pares de espécies são "mutualistas": ambas as partes são beneficiadas, de maneira no mínimo equilibrada, pelas interações nas quais tomam parte. Alguns dos mutualismos mais importantes – polinização, corais e fixação de nitrogênio, por exemplo – são discutidos na Seção 8.4. Iniciamos, porém, não com interações entre espécies mas com aspectos da diferenciação evolutiva dentro e entre espécies, particularmente aqueles detectáveis através de técnicas modernas desenvolvidas pela genética molecular e, desse modo, geralmente descritas como aspectos de "ecologia molecular".

Material com direitos autorais

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

tanto sobre a determinação quanto sobre a regulação da abundância.

Dispersão, manchas e dinâmica de metapopulações

O movimento pode ser um fator vital na determinação e/ou regulação da abundância. Uma mudança radical na maneira como os ecólogos pensam a respeito de populações tem dedicado menos atenção aos processos que ocorrem dentro das populações e mais à desuniformidade, à colonização e à extinção de subpopulações dentro de uma metapopulação inteira, e à dispersão entre subpopulações.

Padrões temporais na composição das comunidades

Os distúrbios que abrem clareiras (manchas) são comuns em todos os tipos de comunidades. Comunidades controladas pelo fundador são aquelas nas quais todas as espécies aproximadamente se equivalem na sua capacidade de invadir clareiras e são competidoras iguais que podem dominar as clareiras em detrimento de novos imigrantes durante o seu tempo de vida. Nas comunidades controladas pela abundância, algumas espécies são competitivamente superiores a outras, de modo que um colonizador inicial de uma mancha não pode necessariamente manter a sua presença ali.

O fenômeno do controle da dominância é responsável por diversos exemplos de sucessão de comunidades. Sucessões primárias ocorrem em hábitats onde não reste nenhuma semente ou esporo dos ocupantes prévios do sítio: toda a colonização deve vir de fora da mancha. As sucessões secundárias ocorrem quando as comunidades existentes são perturbadas, mas restam ao menos algumas sementes, etc. Pode ser muito difícil identificar quando uma sucessão alcança uma comunidade clímax estável, pois isso pode demorar séculos para acontecer e nesse ínterim provavelmente ocorrerão distúrbios adicionais. A natureza exata do processo de colonização em uma mancha vazia depende do tamanho e da localização daquela mancha. Diversas comunidades são mosaicos de manchas em diferentes estágios sucessionais.

Teias alimentares

Nenhum par predador-presa, parasito-hospedeiro ou pastador-planta existe em isolamento. Cada um é parte de uma complexa teia alimentar envolvendo outros predadores, parasitos, recursos alimentares e competidores dentro dos vários níveis tróficos de uma comunidade.

O efeito de uma espécie sobre outra (a sua presa herbívora) pode ser direto e linear. No entanto, efeitos indiretos podem também ser sentidos por quaisquer da miríade de espécies ligadas mais remotamente na teia alimentar. Um dos mais comuns é uma "cascata trófica", na qual, digamos, um predador reduz a abundância de um herbívoro, aumentando assim a abundância das plantas.

O controle de cima-para-baixo de uma teia alimentar ocorre em situações nas quais a estrutura (abundância, número de espécies) de níveis tróficos inferiores depende dos efeitos dos consumidores de níveis tróficos superiores. O controle de baixo-para-cima, por outro lado, ocorre em uma estrutura de comunidade dependente de fatores, tais como concentração de nutrientes e disponibilidade de presas, que influenciam um nível trófico desde baixo. A importância relativa dessas forças varia de acordo com o nível trófico sob investigação e do número de níveis tróficos presentes.

Algumas espécies estão entrelaçadas mais intimamente e firmemente no tecido de uma teia alimentar do que outras. Uma espécie cuja remoção produzisse um efeito significativo (extinção ou uma grande mudança na densidade) sobre, no mínimo, outra espécie poderia ser considerada como tendo um forte grau de interação. A remoção de algumas espécies com forte grau de interação leva a mudanças significativas que se espalham por toda a teia alimentar; nos referimos a estas como espécies-chave.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

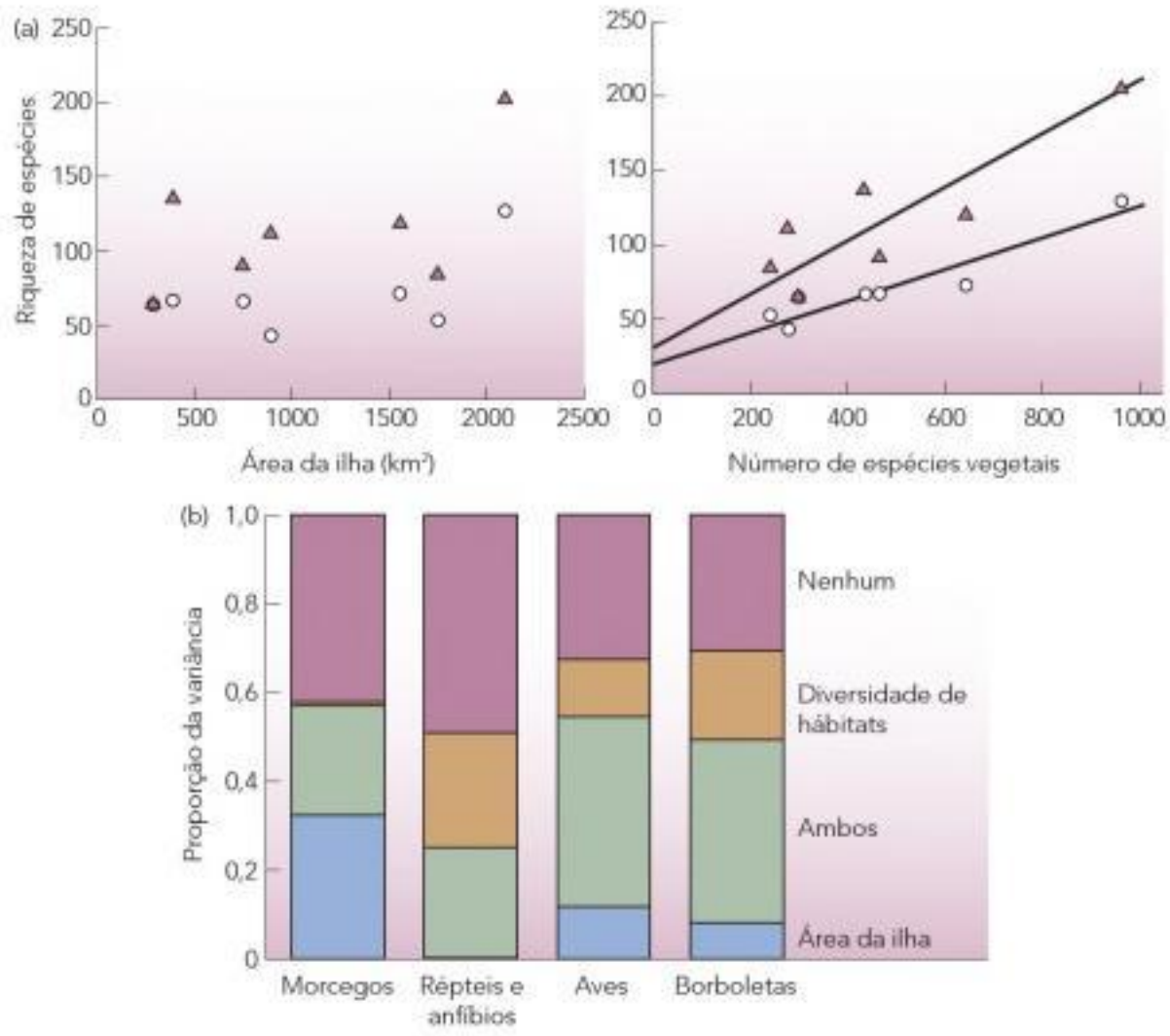
You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.



(a) ADAPTADA DE BECKER, 1992; (b) ADAPTADA DE RICKLEFS & LOVETTE, 1999

Figura 10.14
(a) Relações existentes entre riqueza de espécies de coleópteros herbívoros (círculos) e carnívoros (triângulos), nas Ilhas Canárias, e a área da ilha (esquerda) e riqueza de espécies de plantas (direita). (b) Proporção da variância, para quatro táxons animais, na riqueza de espécies entre ilhas nas Pequenas Antilhas relacionadas unicamente pela área da ilha (azul), unicamente pela diversidade de hábitats (laranja), pela correlação entre área e diversidade de hábitats (verde) e não explicada por nenhum dos parâmetros (bordô). As linhas de regressão são significativas a $P < 0,05$; nenhuma linha é mostrada no painel esquerdo de (a) porque a regressão não é significativa.

borboletas, ambos os parâmetros foram igualmente importantes. Globalmente, portanto, estudos como esses sugerem um efeito de área separado (ilhas maiores são alvos mais suscetíveis à colonização; as populações ali existentes possuem riscos menores de extinção) além de uma simples correlação entre área e diversidade de hábitats.

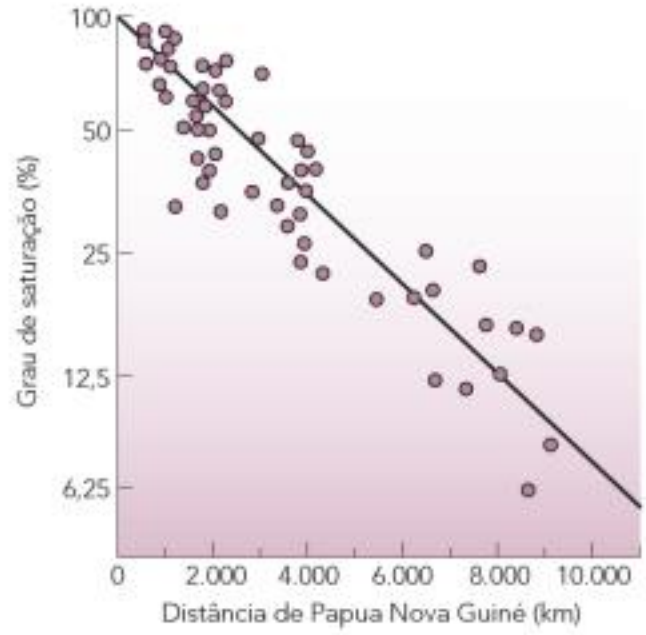
a riqueza de espécies de aves decresce com o grau de isolamento em ilhas no Pacífico

Um exemplo do empobrecimento em espécies em ilhas mais remotas pode ser visto na Figura 10.15, para aves não marinhas de terras baixas em ilhas tropicais no sudoeste do Pacífico. Com o aumento da distância à grande massa de terra "fonte" de Papua Nova Guiné, há um declínio no número de espécies, expresso como percentagem do número de espécies presentes em ilhas de tamanho similar, porém próximas a Papua Nova Guiné.

ausência de espécies devido ao tempo insuficiente para a colonização

Uma razão transitória, mas não menos importante, para o empobrecimento de espécies em ilhas, principalmente em ilhas mais distantes, é o fato de que as espécies simplesmente não têm tempo suficiente para colonizar essas ilhas. Um exemplo é a ilha Surtsey, que emergiu no oceano em 1963, como resultado de uma erupção vulcânica. Essa nova ilha, a 40 km do sudoeste da Islândia,

Figura 10.15
Número de espécies de aves residentes, terrestres, em ilhas situadas além de 500 km da grande ilha de Papua Nova Guiné, expresso como uma percentagem do número de espécies em ilhas de área equivalente, mas próximas a Papua Nova Guiné – isso pode ser visto como um "grau de saturação" da comunidade de aves. O mesmo é plotado em relação à distância de Papua Nova Guiné.



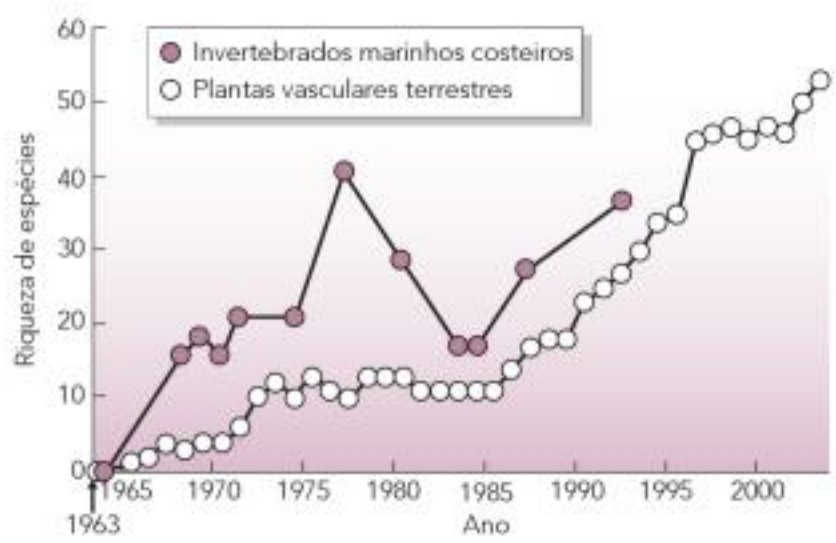
ADAPTADA DE DIAMOND, 1972.

foi colonizada por bactérias e fungos, algumas aves marinhas, uma espécie de mosca e sementes de diversas plantas costeiras em um intervalo de tempo de 6 meses, desde o início da erupção. Sua primeira planta vascular estabelecida foi registrada em 1965, a primeira colônia de musgos em 1967 e o primeiro arbusto em 1998 (um salgueiro-anão, *Salix herbacea*). Uma minhoca foi encontrada em 1993 e uma lesma em 1998, provavelmente transportadas por aves (Hermannsson, 2000). Em 2004, mais de 50 espécies de plantas vasculares, 53 de musgos, 45 de liquens e 300 espécies de invertebrados foram registradas, embora nem todas tenham persistido (Surtsey Research Society, www. surtsey.is). A colonização por novas espécies ocorreu tanto acima quanto abaixo da linha d'água, com invertebrados marinhos, os quais se dispersam em estágios larvais no oceano, acumulando-se mais rapidamente do que as plantas terrestres (Figura 10.16).

taxas evolutivas em ilhas podem ser mais rápidas do que taxas de colonização

Por fim, é muito importante ressaltar que nenhum aspecto da ecologia pode ser totalmente entendido sem uma referência ao processo evolutivo (ver Capítulo 2), e isso é particularmente verdadeiro para o entendimento das comunidades em ilhas. Em ilhas isoladas, a taxa na qual novas espécies evoluem pode ser comparável ou mesmo ser mais rápida do que a taxa em que elas chegam como novos colonizadores. Claramente, as comunidades dessas ilhas serão entendidas de modo incompleto, se fizermos referência apenas a processos ecológicos. Leve-se em consideração os números de espécies de *Droso-*

Figura 10.16
As amostragens regulares de riqueza de espécies animais e vegetais ocorreram desde a emergência em 1963 da ilha vulcânica Surtsey, próximo à Islândia. Aqui são mostrados os resultados de amostragens padronizadas de invertebrados marinhos costeiros até 1992 (cracas, isópodes, decápodes, moluscos, estrela-do-mar, ofiuroides, ouriços-do-mar e urocordados; círculos bordôs) e de plantas vasculares terrestres até 2004 (círculos abertos).
ADAPTADA DE HERMANNSSON, 2000; SURTSEY RESEARCH INSTITUTE, WEBSITE WWW.SURTSEY.IS



phila (moscas-das-frutas) encontradas em distantes ilhas vulcânicas do Havaí. Existem provavelmente cerca de 1.500 espécies de *Drosophila* no mundo, mas ao menos 500 destas são encontradas nas ilhas havaianas; elas têm evoluído, quase que totalmente, nessas ilhas. As comunidades das quais elas fazem parte são afetadas muito mais fortemente pela evolução e especiação local do que pelos processos de colonização e extinção.

10.5.2 Gradientes latitudinais

Um dos padrões mais reconhecidos sobre a riqueza de espécies é o aumento desta dos polos para os trópicos. Esse padrão pode ser visto em uma variedade de grupos, incluindo árvores, invertebrados marinhos, borboletas e lagartos (Figura 10.17). O padrão pode ser registrado, além disso, em hábitats terrestres, marinhos e de água doce.

Várias explicações têm sido propostas para esta tendência latitudinal geral na riqueza de espécies, mas nenhuma delas é definitiva para tal propósito. Em primeiro lugar, a riqueza das comunidades tropicais tem sido atribuída por uma maior intensidade de predação e a predadores mais especializados. Uma predação mais intensa poderia reduzir a importância da competição, permitindo uma maior sobreposição de nichos e promovendo, assim, maior riqueza (Figura 10.3c). Todavia, a predação não pode ser a causa principal da riqueza dos trópicos, pois isto requer uma explicação sobre o aumento da riqueza também dos próprios predadores.

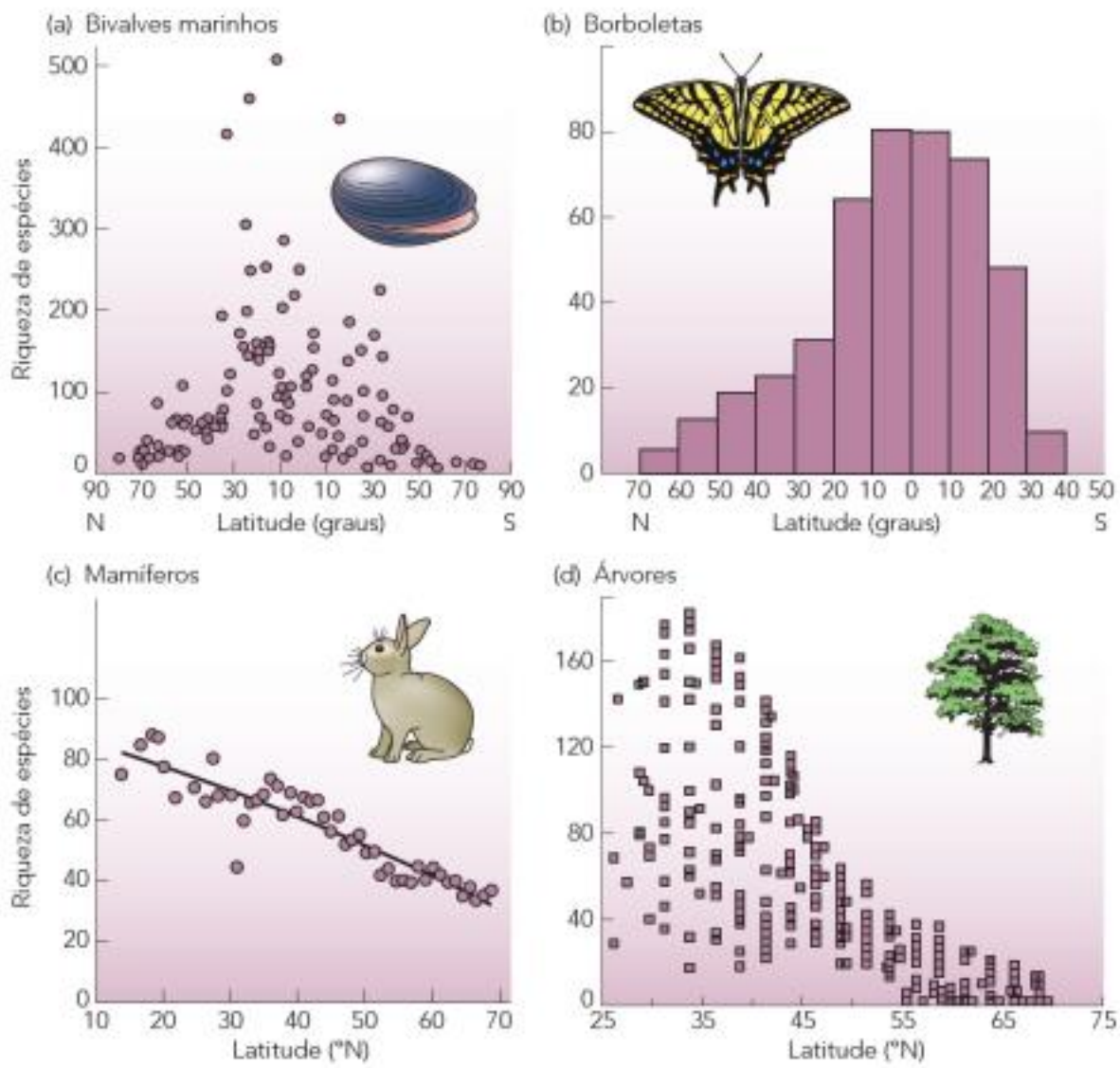


Figura 10.17
Padrões latitudinais de riqueza de espécies para: (a) bivalves marinhos; (b) borboletas da família Papilionidae; (c) mamíferos na América do Norte, e (d) árvores na América do Norte. Em cada caso há um declínio de baixas latitudes (o equador está a 0°) para altas (os polos estão a 90°).

(a) ADAPTADA DE FLESSA & JABLONSKI, 1995; (b) ADAPTADA DE SUTTON & COLLINS, 1991; (c) ADAPTADA DE ROSENSZWEIG & SANDLIN, 1997; (d) ADAPTADA DE CURRIE & PAQUIN, 1987

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

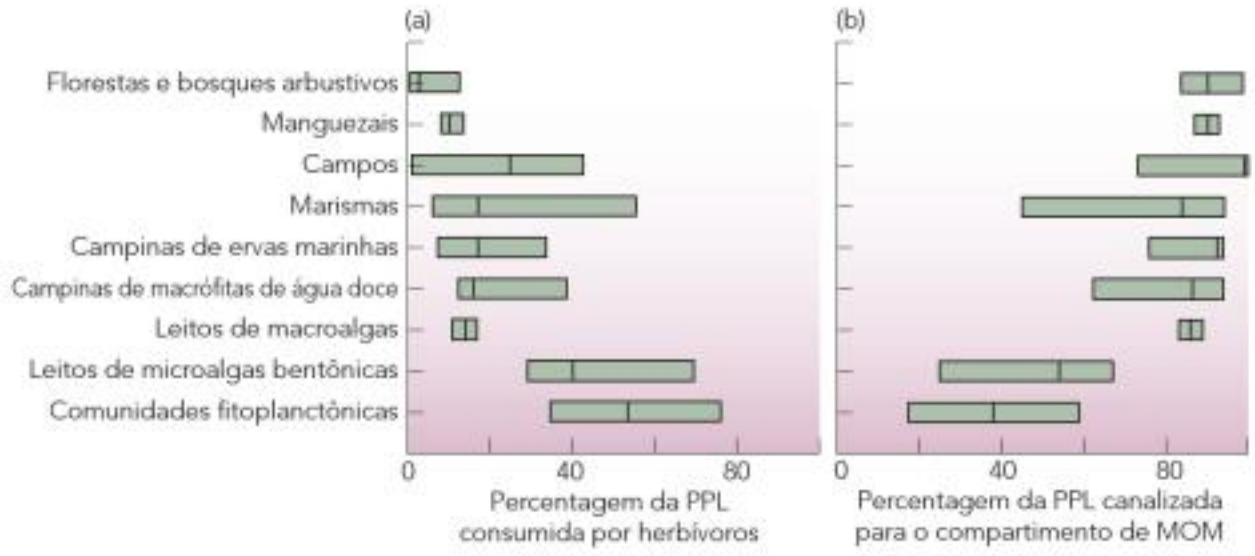
You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

caso de consumidores secundários, ela é a percentagem da produtividade de herbívoros consumidos por carnívoros. O restante morre sem ser consumido e entra no sistema decompositor. Valores médios razoáveis para EC por herbívoros são aproximadamente 5% em florestas, 25% em comunidades herbáceas e 50% em comunidades dominadas por fitoplâncton. No que se refere aos carnívoros; os predadores vertebrados podem consumir 50-100% de produção de presa vertebrada, mas talvez apenas 5% de presa invertebrada, enquanto os predadores invertebrados consomem talvez 25% da produção disponível de presa invertebrada.

A *eficiência de assimilação* é a percentagem de energia alimentar nos intestinos de consumidores em um compartimento trófico, que é assimilada através da parede intestinal e torna-se disponível para incorporação no crescimento ou é utilizada para realizar trabalho. O restante é perdido como fezes e entra no sistema decompositor. Uma "eficiência de assimilação" é difícil de ser avaliada em micro-organismos, nos quais o alimento não passa através de um "intestino" e não são produzidas fezes. As bactérias e os fungos digerem matéria orgânica morta situada externamente e entre eles, e tipicamente absorvem quase toda a produção: com frequência se diz que eles têm uma EA de 100%. As EAs são tipicamente baixas em herbívoros, detritívoros e microbívoros (20-50%) e altas em carnívoros (ao redor de 80%). A maneira como as plantas alocam a produção para raízes, madeira, folhas, sementes e frutos também influencia sua utilidade para os herbívoros. As sementes e os frutos podem ser assimilados com eficiências em torno de 60-70% e as folhas com cerca de 50%, enquanto a EA para a madeira pode ser tão baixa quanto 15%.

A *eficiência de produção* é a percentagem de energia assimilada incorporada à nova biomassa – o restante é inteiramente perdido para a comunidade como calor respiratório. A EP varia principalmente de acordo com a categoria taxonômica dos organismos considerados. Os invertebrados, em geral, têm eficiências altas (30-40%), perdendo relativamente pouca energia como calor respiratório. Entre os vertebrados, os ectotérmicos (cuja temperatura do corpo varia de acordo com a temperatura ambiental; ver Seção 3.2.6) têm valores intermediários de EP (ao redor de 10%), enquanto os endotérmicos, com seu alto gasto de energia associado à manutenção de uma temperatura constante, convertem em produção apenas 1-2% da energia assimilada. Os micro-organismos, incluindo os protozoários, tendem a ter EPs bastante altas.

A *eficiência de transferência trófica* total de um nível trófico para o próximo é simplesmente EC × EA × EP. No período após o trabalho pioneiro de Lindeman (1942) (ver Quadro 11.1), a constatação em geral foi de que as eficiências de transferência trófica eram de aproximadamente 10%; alguns ecólogos, na verdade, faziam referência a uma "lei" dos 10%. Entretanto, certamente não há lei da natureza que assegure com precisão que um décimo da energia de um nível trófico seja transferido para o próximo. Uma compilação de estudos tróficos de uma ampla série de ambientes de água doce e marinho, por exemplo, revelou que as eficiências de transferência de nível trófico variaram entre 2 e 24%, embora a média *fosse* de 10,13% (erro padrão 0,49) (Pauly & Christensen, 1995).



ADAPTADA DE CEBRIAN, 1999

Figura 11.8

Diagrama de caixa para uma gama de tipos de ecossistemas mostrando: (a) percentagem de produção primária líquida (PPL) consumida por herbívoros e (b) percentagem da PPL entrando no compartimento de matéria orgânica morta (MOM). Diagramas de caixa compreendem os percentis de 25 e 75% dos valores publicados e as linhas centrais representam os valores medianos. As comunidades de fitoplâncton e microalgas aquáticas canalizam as maiores proporções de PPL através dos herbívoros e as menores proporções através do compartimento de MOM.

à de riachos e poças. Neste caso, a comunidade vive em água demasiadamente profunda para a fotossíntese, e a energia deriva de organismos mortos (fitoplâncton, bactérias, animais) e fezes que provêm da comunidade autotrófica na zona eufótica acima. De uma perspectiva diferente, o leito do oceano é equivalente ao chão de uma floresta sob um dossel impenetrável.

11.4 O processo de decomposição

Devido à profunda importância do sistema decompositor e, por conseguinte, dos decompositores (bactérias e fungos) e detritívoros, é relevante examinar a série de organismos e processos envolvidos na decomposição.

a decomposição definida

A *imobilização* ocorre quando um elemento nutriente inorgânico é incorporado a uma forma orgânica, principalmente durante o crescimento de plantas verdes: por exemplo, quando o dióxido de carbono torna-se incorporado aos carboidratos de uma planta. Para isso, há necessidade de energia (que, no caso de plantas, provém do sol). Inversamente, a decomposição envolve a liberação de energia e a *mineralização* de nutrientes químicos – a conversão de elementos da forma orgânica de volta à forma inorgânica. Define-se decomposição como a desintegração gradual de matéria orgânica morta (i.e., corpos mortos, partes removidas de corpos e fezes), que é realizada por agentes físicos e biológicos. Ela culmina com moléculas complexas ricas em energia sendo degradadas por seus consumidores (decompositores e detritívoros) em dióxido de carbono, água e nutrientes inorgânicos. Basicamente, a incorporação de energia solar pela fotossíntese e a imobilização de nutrientes inorgânicos em biomassa são equilibradas pela perda de energia térmica e nutrientes orgânicos quando a matéria orgânica é mineralizada.

Material com direitos autorais

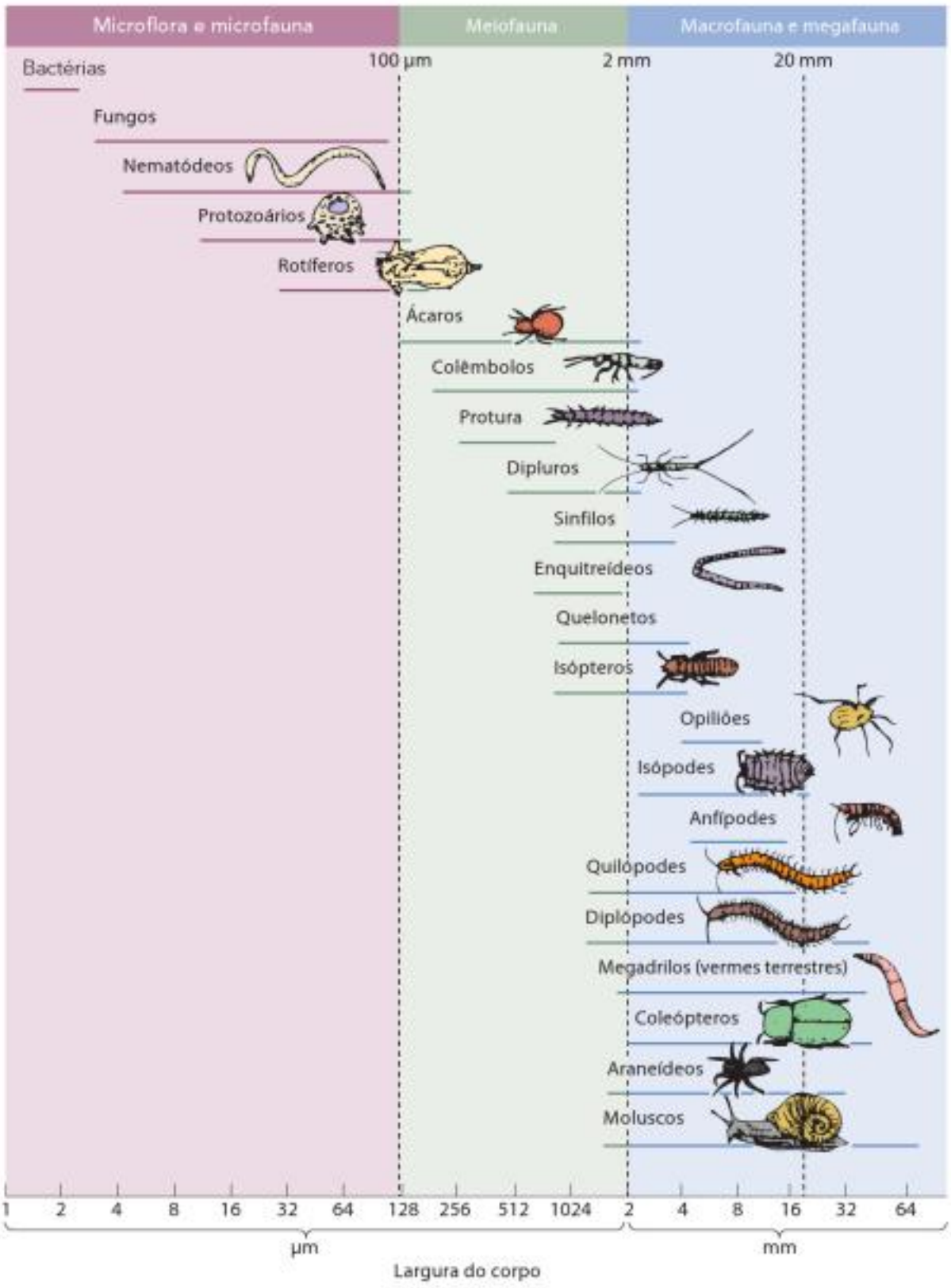


Figura 11.9
Classificação de tamanho pela largura do corpo, de organismos em teias alimentares de decompositores terrestres. Bactérias e fungos são decompositores. Animais que se alimentam de matéria orgânica morta (mais quaisquer bactérias e fungos associados) são detritívoros. Carnívoros que se alimentam de detritívoros incluem Opiliones (opiliões, alimentam-se de aranhas), Quilopoda (centípedes) e Araneida (aranhas).

consideráveis para animais consumidores. A digestão da celulose requer enzimas *celulases*, mas, surpreendentemente, as celulases de origem animal têm sido identificadas em apenas uma ou duas espécies. A maioria dos detritívoros, carente de suas próprias celulases, conta com a produção de celulases de bactérias e fungos associados ou, em alguns casos, de protozoários. As interações são dos seguintes tipos: (i) *mutualismos obrigatórios* entre um detritívoro e uma microflora intestinal específica e permanente (p. ex., bactérias) ou microfauna (p. ex., protozoários no intestino de cupins); (ii) *mutualismos facultativos*, onde os animais utilizam celulases produzidas por uma microflora ingerida com detrito que passa através de um intestino não especializado (p. ex., bichos-de-conta) ou (iii) "rumes externos", onde os animais simplesmente assimilam os produtos da microflora produtora de celulase associada com restos vegetais em decomposição ou fezes (p. ex., colêmbolos).

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

12.3.3 Obtendo PMSs por meio de esforço fixo

a força relativa da exploração por esforço fixo

Uma alternativa a ser tentada para sustentar uma safra constante é manter um "esforço de exploração" constante (p. ex., o número de "dias de arrasto" em uma pesca ou o número de "dias de disparo" com uma população caçada). Com tal regime, a quantidade retirada aumentaria com o tamanho da população em exploração (Figura 12.9). Agora, em comparação com a Figura 12.7, se a densidade ficar abaixo do pico, um novo recrutamento excede a quantidade retirada e a população se recupera. O risco de extinção é muito mais reduzido. No entanto, há as seguintes desvantagens: primeiro, devido ao esforço fixo, o rendimento varia com o tamanho da população (existem anos bons, mas também anos ruins), e segundo, as etapas devem ser seguidas para assegurar que ninguém faça um esforço maior do que elas admitiram. Entretanto, existem muitos exemplos de explorações sendo administradas por regulação legislativa de esforço. A exploração do importante linguado-gigante-do-Pacífico (*Hippoglossus stenolepis*), por exemplo, é limitada por proibições sazonais e zonas de santuário, e, ainda assim, é necessário um pesado investimento em navios de proteção à pesca para coibir a ação dos infratores.

12.3.4 Além das PMSs

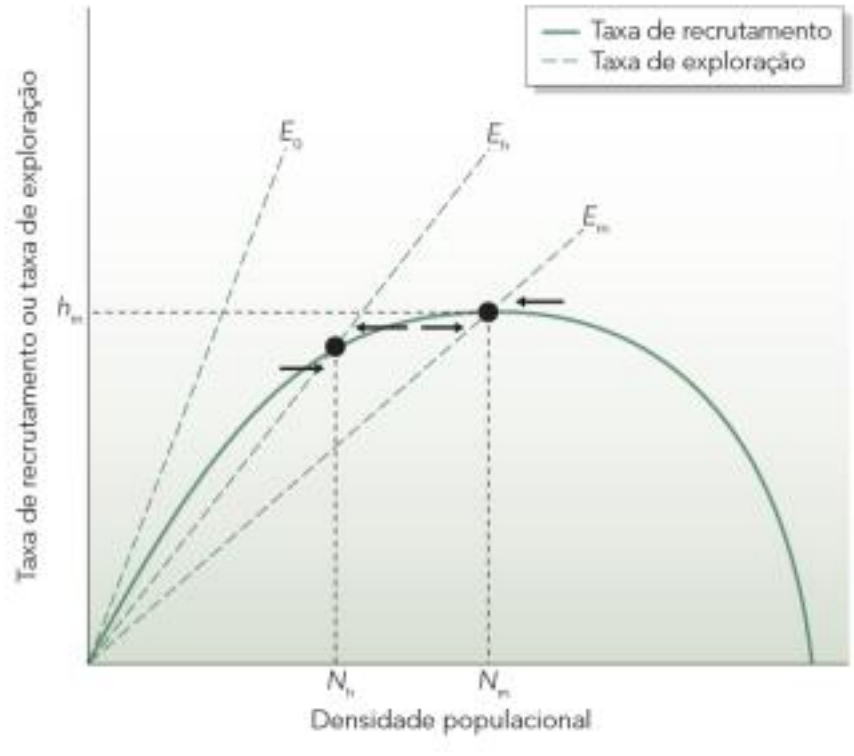
Não há dúvida de que a pressão de pesca muitas vezes exerce uma grande influência sobre as populações. Todavia, o colapso dos estoques pesqueiros em um ano é com frequência o resultado da ocorrência de condições ambientais extraordinariamente desfavoráveis, mais do que apenas uma sobrepesca.

flutuações ambientais – a anchoveta e El Niño

As safras da anchoveta peruana (ver Figura 12.8) entraram em colapso de 1972 a 1973, mas um crescimento estável anterior nas capturas já tinha baixado na metade da década de 1960, como resultado do "evento El Niño"; isso acontece quando a água tropical quente, vinda do norte, reduz a ressurgência e, consequentemente, a produtividade da corrente peruana fria rica em nutrientes, vinda do sul. Entretanto, em 1973 a pesca comercial foi tão aumentada que o evento El Niño subsequente teve efeitos até mais severos.

Figura 12.9

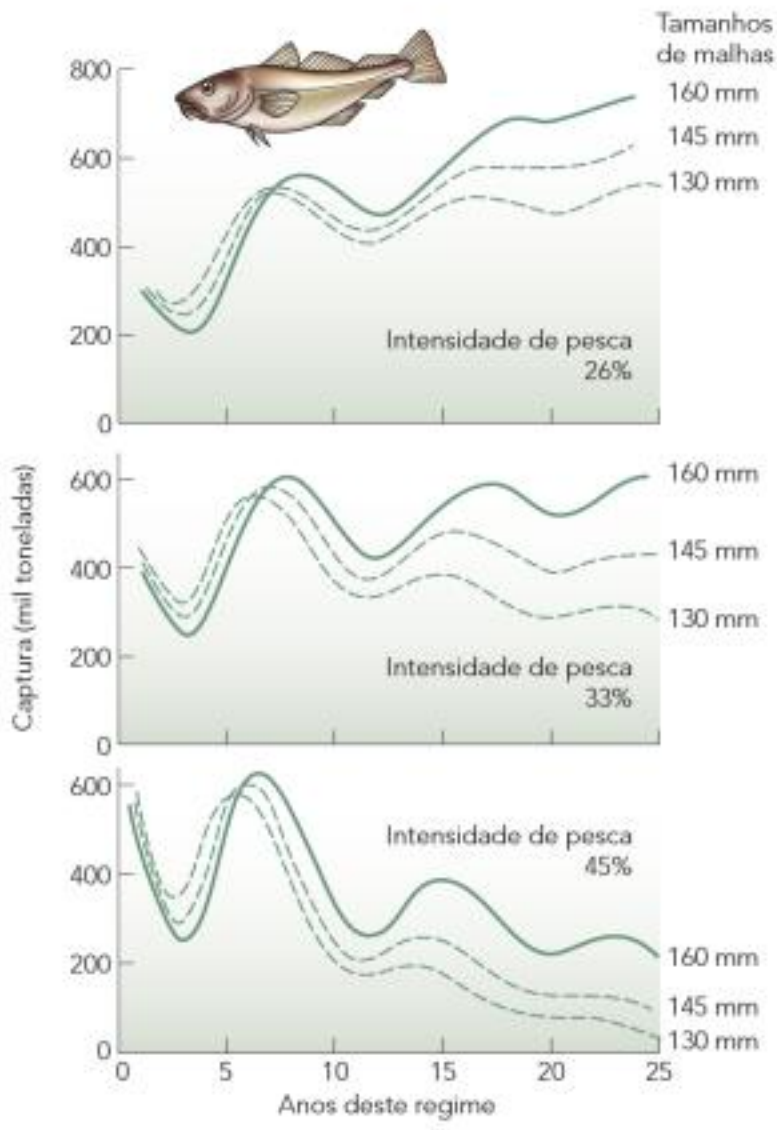
Exploração por esforço fixo. Curvas, setas e pontos são como na Figura 12.7. A PMS é obtida com um esforço de E_m, levando a um equilíbrio estável, a uma densidade de N_m com uma produção de h_m. Com um esforço um pouco mais alto (E_h), a densidade de equilíbrio e a produção são mais baixas do que com E_m, mas o equilíbrio ainda é estável. Somente com um esforço muito mais alto (E_0), a população é levada à extinção.



Houve alguns sinais de recuperação de 1973 a 1982, mas ocorreu um novo colapso em 1983, associado com um outro evento El Niño. É improvável que os eventos El Niño tivessem efeitos tão severos se a pesca da anchoveta fosse leve. Contudo, é igualmente claro que a história da pesca da anchoveta peruana não pode ser explicada simplesmente pela sobre-exploração.

estrutura populacional e o bacalhau do Ártico (*Gadus morhua*)

Até agora, esse cálculo tem ignorado a estrutura populacional das espécies exploradas. Isso é uma falha grave por duas razões. Primeiro, as práticas de exploração, em sua maioria, estão prioritariamente interessadas em apenas uma porção da população explorada (árvores maduras, peixes grandes o suficiente para serem vendáveis, etc.). Segundo, o "recrutamento" é, na prática, um processo complexo que incorpora sobrevivência de adultos, fecundidade de adultos, sobrevivência de juvenis, crescimento de juvenis, etc., cada um respondendo ao seu próprio modo a mudanças de densidade e estratégia de exploração. Um exemplo de um modelo que leva em consideração algumas dessas variáveis foi aquele desenvolvido para a pesca do bacalhau do Ártico da Noruega, o estoque pesqueiro mais setentrional no oceano Atlântico. Os números de peixes em diferentes classes etárias eram conhecidos já na década de 1960 e essa informação foi usada para prever a provável tonelagem de peixes a ser capturada com intensidades diferentes de exploração e com tamanhos diferentes de malha de rede. O modelo previu que as perspectivas para a pesca a longo prazo eram mais seguras com uma intensidade baixa de captura (menos do que 30%) e malha grande de rede. Esses procedimentos dariam ao peixe mais oportunidade de crescer e se reproduzir, antes de serem capturados (Figura 12.10). As recomendações desse



ADAPTADA DE PITCHER & HART, 1982

Figura 12.10

Previsões para o estoque do bacalhau do Ártico, sob três intensidades de pesca e três tamanhos diferentes de malha nas redes. Malhas maiores permitem que mais peixes maiores escapem da captura. O maior esforço (45%, painel inferior) é claramente insustentável, a despeito do tamanho da malha usado. As maiores capturas sustentáveis são alcançadas com um menor esforço de pesca (26%, painel superior) e maior tamanho de malha.

modelo foram ignoradas e, conforme previsto, os estoques de bacalhau caíram desastrosamente.

uma estratégia de capturar apenas peixes de tamanho intermediário

Os coletores nativos têm há muito tempo seus próprios "regulamentos" para reduzir a chance de sobre-exploração. Na sua coleta de moi (*Polydactylus sexfilis*), os pescadores havaianos, ao usarem métodos tradicionais ao longo do litoral, capturam somente peixes de tamanho intermediário, deixando tanto os juvenis quanto as fêmeas grandes. Assim, eles chegam a um estágio além de simplesmente aumentar as dimensões da malha das redes de pesca, as quais, embora reduzam o número de indivíduos menores capturados, capturam os maiores indivíduos da população. O bom senso da estratégia havaiana tem sido reforçado pela descoberta de que grandes fêmeas de alguns peixes não apenas produzem exponencialmente mais descendentes, mas também cada membro da prole cresce mais rápido (Figura 12.11) e é mais propenso a chegar à idade adulta. A proteção dos indivíduos maiores pode favorecer consideravelmente a sustentabilidade.

manejo cauteloso, áreas fechadas e manejo "sem dados"

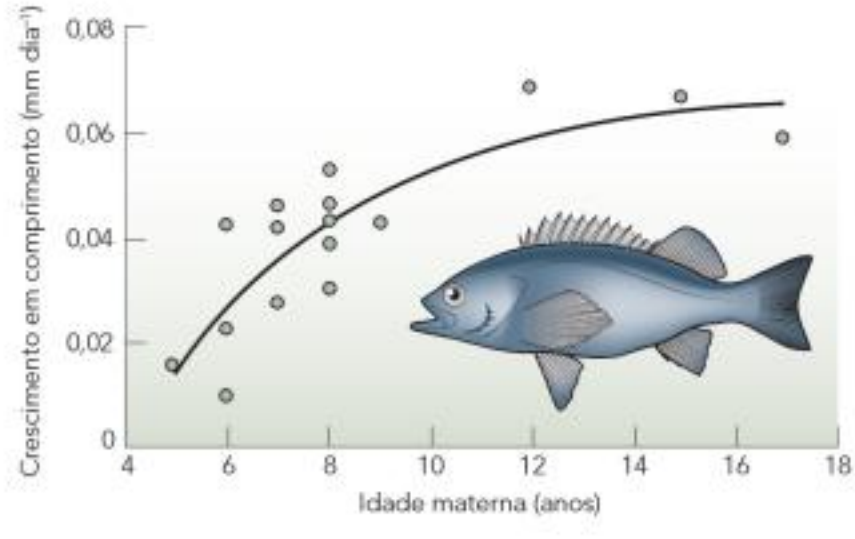
O manejo da maioria das pescas marinhas para alcançar rendimentos ótimos é um sonho inatingível. Existem, geralmente, muito poucos pesquisadores para esse tipo de trabalho e em muitas partes do mundo não há nenhum pesquisador. Nessas situações, uma abordagem cautelosa para o manejo da pesca deve envolver a inclusão de uma parte de uma comunidade costeira ou comunidade de coral em áreas marinhas protegidas (Hall, 1998). A expressão *manejo sem dados* (do inglês, *data-less management*) tem sido aplicada a situações nas quais os pescadores do local seguem prescrições simples para tornar mais provável a sustentabilidade – por exemplo, os nativos da Ilha de Vanuatu no Pacífico foram munidos de alguns princípios simples de manejo para exploração do marisco (*Tectus niloticus*) (os estoques deveriam ser capturados a cada três anos), com um resultado aparentemente bem-sucedido: viabilidade econômica continuada (Johannes, 1998).

12.4 Agricultura de monoculturas

Globalmente, existe abundância de alimento. Entre 1961 e 1994, o suprimento de alimento *per capita* em países em desenvolvimento aumentou 32% e a proporção da população mundial subnutrida caiu de 35% para 21%, em-

Figura 12.11

Sebastes melanops, um peixe longevo da costa do Oregon, EUA, que se reproduz desde jovem. Não apenas os peixes maiores produzem mais ovos a serem fertilizados, mas a proporção destes que são de fato fertilizados é em si maior em fêmeas maiores. Além disso, como mostrado no gráfico, as larvas produzidas por fêmeas mais velhas (maiores) crescem mais de três vezes mais rápido do que as larvas produzidas por indivíduos mais jovens (menores).



ADAPTADA DE BOBKO & BERKELEY, 2004

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

tos, que incorporam o MIP, incluindo não somente os SAI (sistemas agrícolas integrados; do inglês, *integrated farming systems*), mas também ASEB (agricultura sustentável com entrada baixa; do inglês, *low input sustainable agriculture*) nos EUA e ALEB (ambiente e lavoura de entrada mais baixa; do inglês, *lower input farming and environment*) na Europa (Organização Internacional para o Controle Biológico, 1989; Conselho Nacional de Pesquisa, 1990). Todos compartilham um compromisso para o desenvolvimento de sistemas agrícolas sustentáveis.

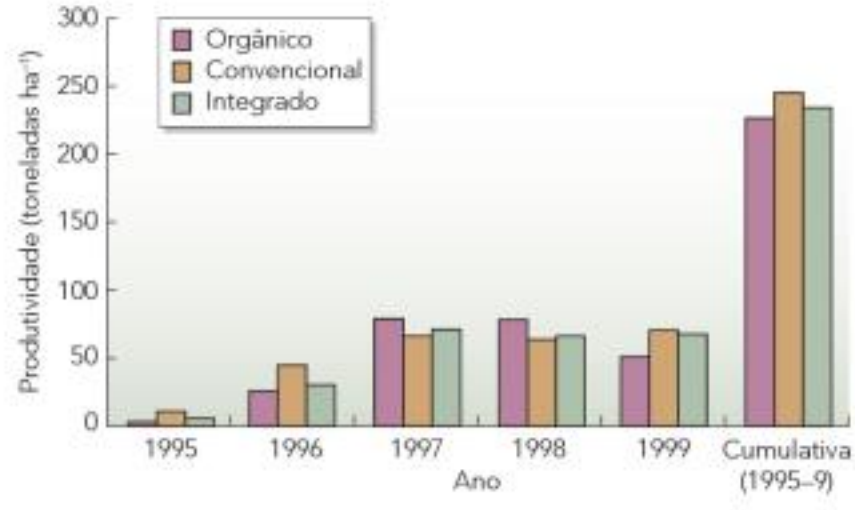
sustentabilidades ambiental e econômica

Essas abordagens têm vantagens em termos de riscos ambientais reduzidos. Mesmo assim, é insensato supor que elas serão adotadas amplamente sem que sejam também bem fundamentadas economicamente. Como já observamos, em uma atividade empresarial como a agricultura, as práticas economicamente insustentáveis são, em última análise, insustentáveis de maneira geral. Nesse contexto, a Figura 12.19 mostra as produtividades de macieiras, comparando sistemas de produção orgânico, convencional e integrado, no estado de Washington, de 1994 a 1999 (Reganold et al., 2001). O manejo orgânico exclui insumos convencionais como pesticidas sintéticos e fertilizantes, enquanto o integrado utiliza quantidades reduzidas de produtos químicos, por meio da integração das abordagens orgânica e convencional. Todos os três sistemas proporcionaram produtividades semelhantes de maçãs, mas os sistemas orgânico e integrado tiveram qualidade de solo mais alta e potencialmente impactos ambientais mais baixos. Comparado com os sistemas convencional e integrado, o sistema orgânico produziu maçãs mais doces, lucratividade mais alta e maior eficiência energética.

12.7 Prognosticando mudanças ambientais globais induzidas pela agricultura

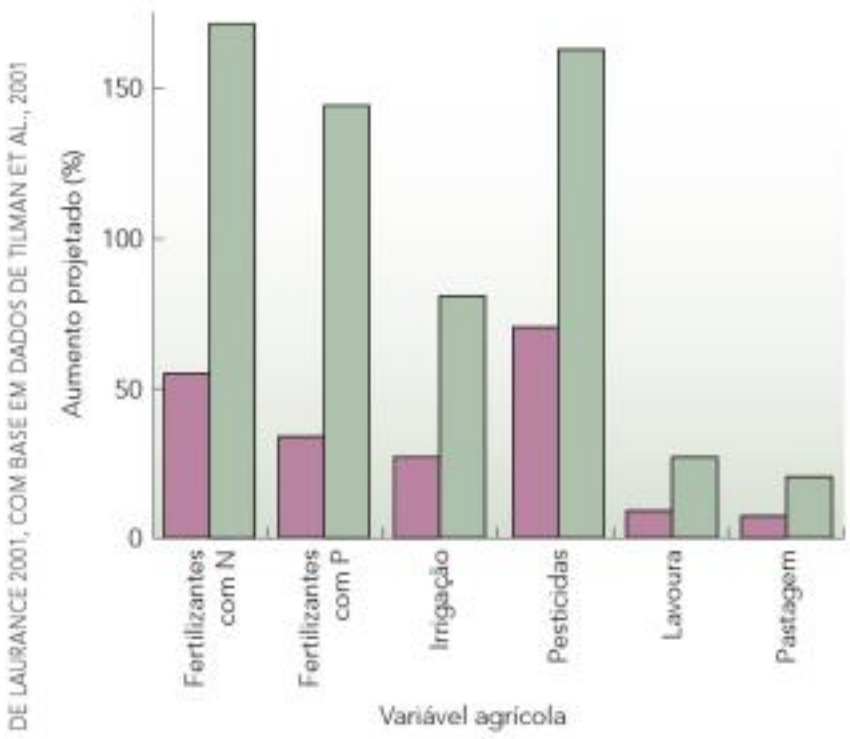
Muita atenção tem sido dirigida para as previstas consequências de longo alcance da mudança climática global causada por atividades humanas, como a queima de combustíveis fósseis. Tratamos desse assunto no Capítulo 13. Não obstante, por meio do crescente desenvolvimento agrícola, ecossistemas em todo o mundo têm sofrido significativas ameaças. Neste capítulo, consideramos os problemas do aumento mais do que exponencial da população humana

Figura 12.19
Produtividades (toneladas por hectares) de frutos de maçã em três sistemas de produção.



DE REGANOLD ET AL., 2001

e os impactos associados da erosão, insustentabilidade de suprimentos hídricos, salinização e desertificação, excesso de nutrientes vegetais dirigidos para os cursos de água e as consequências indesejáveis de pesticidas químicos. As projeções dos modelos sugerem que todos esses problemas aumentarão nos próximos 50 anos, quanto mais solo for explorado por atividades de agricultura e pecuária (Tilman et al., 2001) (Figura 12.20). Com isso, pode ser previsto um alto risco à biodiversidade, em especial porque os maiores aumentos populacionais são previstos para áreas tropicais ricas em espécies. Para controlar os impactos da expansão agrícola, necessitaremos de avanços científicos e tecnológicos, bem como a implementação de políticas governamentais efetivas.



DE LAURANCE 2001, COM BASE EM DADOS DE TILMAN ET AL., 2001

Figura 12.20
Aumentos projetados em fertilizantes com nitrogênio (N) e fósforo (P), solo irrigado, uso de pesticidas e áreas totais utilizadas com lavouras e pastagens, para os anos 2020 (barras bordô) e 2050 (barras verdes).

RESUMO

O "problema" da população humana

O uso de recursos por humanos é definido como sustentável se ele puder ser continuado em um futuro previsível. A raiz da maioria dos problemas ambientais é o "problema populacional", ou seja, uma grande população humana que está crescendo a uma taxa mais do que exponencial.

As nações podem ser classificadas em três grupos: aquelas que passaram pela transição demográfica "cedo", "tarde" ou "ainda não". Mesmo se fosse possível realizar imediatamente a transição em todos os países remanescentes do mundo, o problema populacional não seria resolvido, em parte porque o crescimento populacional tem seu próprio *momentum*.

A capacidade de suporte global estimada varia entre 1 bilhão e 1 trilhão, dependendo principalmente do que se considera constituir um padrão de vida aceitável.

Explorando recursos vivos da natureza

Sempre que uma população natural é explorada por colheita, existe um risco de sobre-exploração. Todavia, os exploradores também desejam evitar uma subexploração, na qual consumidores potenciais são

▶

Capítulo **13**

Degradação de hábitats

CONTEÚDOS DO CAPÍTULO

13.1 Introdução
13.2 Degradação via cultivo agrícola
13.3 Geração de energia e seus diversos efeitos
13.4 Degradação em paisagens urbanas e industriais
13.5 Manutenção e restauração de serviços ecossistêmicos

CONCEITOS-CHAVE

Neste capítulo, você:

- perceberá que o *Homo sapiens* é apenas uma espécie entre muitas cujas atividades podem reduzir a qualidade de seu ambiente – porém numa extensão dramaticamente maior
- entenderá que geramos tanto impactos físicos (tais como desertificação e mudanças no curso dos rios) quanto impactos químicos (poluição por nitratos, dióxido de carbono, clorofluorcarbonos, etc.)
- aprenderá que a maioria dos poluentes produzidos em terra firme afeta em última análise a atmosfera ou os rios, lagos e oceanos
- entenderá que a geração de energia é responsável pela maior parte dos impactos ambientais de longo alcance, quando o dióxido de carbono liberado contribui para a mudança climática global
- perceberá o valor para o bem-estar humano de serviços ecossistêmicos que são perdidos quando degradamos hábitats

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

mortas" nos oceanos próximos à desembocadura de rios, em particular aqueles que drenam grandes áreas de captação, como o Mississipi na América do Norte e o Yangtze na China. A água rica em nutrientes flui através de riachos, rios e lagos e, por fim, para o estuário e para o oceano, onde o impacto ecológico pode ser enorme, matando quase todos os invertebrados e peixes em áreas de até 70.000 km^2 de extensão. Mais do que 150 áreas marinhas no mundo estão agora com déficit de oxigênio como resultado da decomposição de floração de algas, alimentadas particularmente por nitrogênio oriundo de escoamento de fertilizantes agrícolas e resíduos de grandes cidades (UNEP, 2003). Zonas mortas oceânicas são tipicamente associadas a nações industrializadas e, em geral, ocorrem junto a países que subsidiam a sua agricultura, encorajando os produtores rurais a aumentarem a produtividade e usarem mais fertilizantes.

13.2.3 Manejando a eutrofização

revertendo a eutrofização cultural de lagos – "de baixo-para-cima" por meios químicos...

A eutrofização de lagos, na qual o fósforo é com frequência o responsável principal, pode ser revertida química ou biologicamente. A redução dos aportes de fósforo, por meio de um melhor manejo do uso de fertilizantes, pode ser combinada com uma intervenção, como o tratamento químico para imobilizar fósforo no sedimento; a volta a um estado mais oligotrófico pode ocorrer entre 10-15 anos (Jeppesen et al., 2005). Essencialmente, este é um controle de *baixo-para-cima* (ver Seção 9.5.1) de disponibilidade de nutrientes, reduzindo a produtividade do fitoplâncton e aumentando a qualidade da água.

...ou de cima-para-baixo por biomanipulação

O objetivo do controle biológico – conhecido como *biomanipulação* – também é reduzir a densidade de fitoplâncton e aumentar a transparência da água, porém via aumento no pastejo por zooplâncton resultante da redução ativa da biomassa de peixes zooplanctívoros (por meio de sua pesca ou aumentando a biomassa de piscívoros). O resultado é o mesmo, mas o processo é um *controle de cima-para-baixo* de uma cascata na teia alimentar.

Lathrop e colaboradores (2002) biomanipularam o Lago Mendota em Wisconsin, EUA, aumentando a densidade de dois peixes piscívoros: *Stizostedion vitreum* e *Esox lucius*. Mais de 2 milhões de alevinos das duas espécies foram estocadas no início de 1987 (Figura 13.2a) e a biomassa total de piscívoros estabilizou-se em 4-6 kg ha^{-1}. A biomassa de peixes zooplanctínoros diminuiu, como consequência da predação pelos piscívoros, 300-600kg ha^{-1} antes da biomanipulação para 20-40 kg ha^{-1} nos anos subsequentes. A consequente redução na pressão de predação sobre o zooplâncton (Figura 13.2b) levou, por sua vez, a uma substituição dos pequenos pastadores de zooplâncton (*Daphnia galeata mendotae*) pela maior e mais eficiente *Daphnia pulicaria*. O aumento na pressão de pastejo teve o efeito desejado de reduzir a densidade de fitoplâncton e aumentar a transparência da água (Figura 13.2c).

construindo áreas úmidas para manejar a qualidade da água oceânica

A única forma de minimizar problemas nos oceanos do mundo é por meio do manejo cuidadoso das áreas de captação terrestre, para reduzir o escoamento de nutrientes, e por meio do tratamento dos resíduos para remover nutrientes antes do descarte (conhecido como tratamento terciário – Seção 13.4.1). As zonas de vegetação entre a terra e a água, como como áreas úmidas (consistindo de pântanos, canais e poças) e matas ciliares ao longo das margens dos cursos

têm o fluxo d'água controlado, a fim de maximizar a remoção de poluentes da água que drena através delas. Estimativas para áreas de captação no sul da Suécia, as quais são uma fonte principal de enriquecimento de nitrato no mar Báltico, indicam que para remover 40% do nitrogênio que atualmente encontra seu caminho mar adentro, um sistema de áreas úmidas cobrindo em torno de 5% da área de terra precisaria ser recriado (Figura 13.3).

13.2.4 Poluição por pesticidas

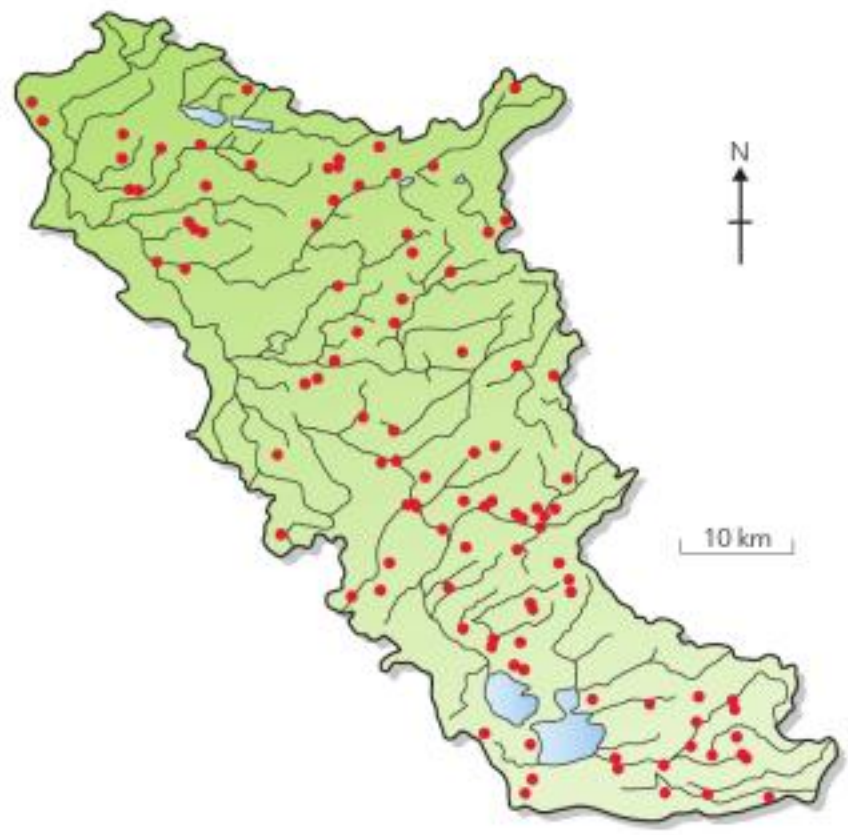
Diversos produtos químicos manufaturados que são usados para matar pragas têm tornado-se importantes poluentes ambientais. Os pesticidas poluentes mais comuns são os usados para controlar pragas e ervas daninhas que prejudicam cultivos de lavouras, hortícolas e silvícolas ou para matar pragas que transmitem doenças do gado e dos seres humanos. Todos os pesticidas são pulverizados sobre as áreas nas quais as pragas vivem, mas somente uma proporção bastante pequena atinge o alvo – a maior parte chega à lavoura ou ao solo nu. Eles são, portanto, usados em quantidades muito maiores do que o estritamente necessário. As características dos pesticidas mais usados foram descritas no Capítulo 12.

No início do desenvolvimento industrial dos pesticidas, os fabricantes não estavam muito preocupados com a especificidade do seu produto. O potencial para desastre é ilustrado pela aplicação de doses massivas do inseticida dieldrin em extensas áreas rurais de Illinois, entre 1954 e 1958, a fim de "erradicar" uma praga do campo, o besouro japonês. O gado e as ovelhas nas fazendas foram envenenados, 90% dos gatos das fazendas e muitos cães foram mortos e, entre a vida silvestre, 12 espécies de mamíferos e 19 espécies de aves sofreram perdas (Luckman & Decker, 1960).

os pesticidas são mais poluidores quando não são seletivos, são persistentes e se "biomagnificam" em cadeias alimentares

Em geral, os inseticidas químicos são aplicados para controlar pragas específicas em locais e tempos específicos. Os problemas surgem quando eles

Figura 13.3
Localizações de 148 áreas úmidas em construção, ao longo de tributários do Rio Rönneå no sul da Suécia: se forem construídas para ocupar 5% da área de terra total, pode ser esperada uma redução de 40% no aporte de nitrogênio agrícola para o mar Báltico.



DE VERHOEVEN TER AL., 2006, COM BASE EM ARHEIMER & WITTGREN, 2002

13.2.5 Degradação física associada ao cultivo

perda do hábitat natural para o cultivo

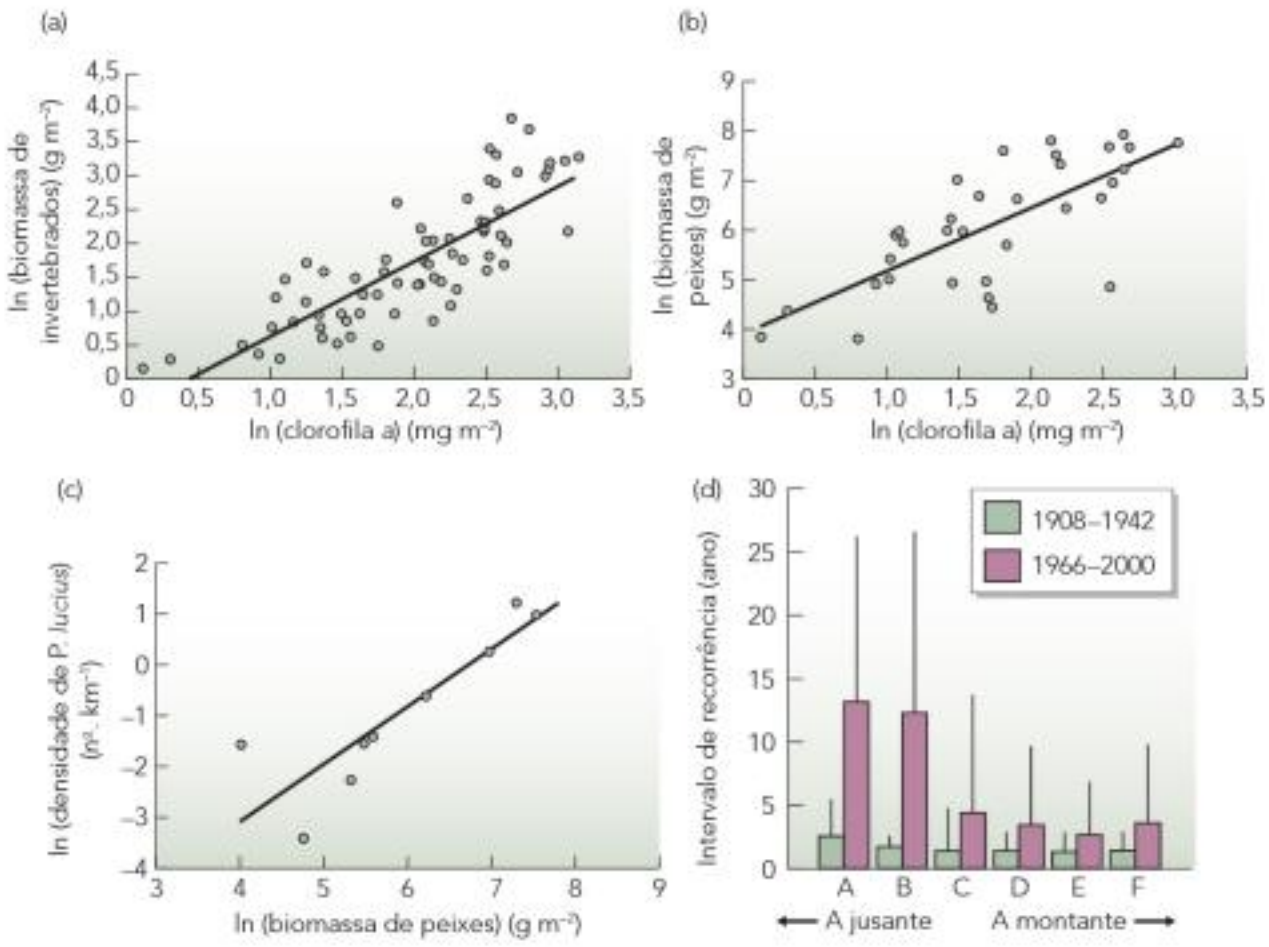
Não é necessário dizer que um dos maiores impactos do cultivo agrícola é a perda física de hábitats naturais, juntamente com as espécies que eles contêm. Contudo, às vezes, o impacto é mais sutil. Uma grande proporção das culturas agrícolas do mundo depende de insetos polinizadores e as abelhas desempenham um papel central. Os produtores rurais em geral contam com as abelhas domesticadas (*Apis mellifera*), importando colmeias quando suas lavouras estão florescendo. No entanto, diversas abelhas selvagens também polinizam culturas agrícolas (fornecendo um serviço ecossistêmico provedor) e estas espécies são muito menos abundantes em paisagens que retêm pouca vegetação natural.

Kremen e colaboradores (2004) estudaram o papel desempenhado por abelhas nativas em plantações de melancia (*Citrullus lanatus*), em fazendas da Califórnia, que variaram na proporção de hábitats nativos e outros encontrados na vizinhança. Imagens de satélite foram usadas para quantificar hábitats nativos de terras altas (bosques e chaparral), bosques ripários e classes de terreno altamente modificadas (agricultura, campos dominados por espécies não nativas e terra urbana) na vizinhança de cada sítio. A equipe de Kremen constatou que a proporção de hábitats nativos de terras altas distantes entre 1-2,4 km das plantações correlacionou-se fortemente com a deposição de pólen de melancia por abelhas nativas, refletindo distâncias máximas de voo de aproximadamente 2,2 km para espécies que nidificam nesses hábitats naturais. A seguir, eles calcularam a proporção da terra circundante que deve consistir de hábitats nativos de terras altas para render os 500-1.000 grãos de pólen requeridos por planta de melancia para produzir frutos comercializáveis. Isto significa que 40% do hábitat até 2,4 km de uma plantação precisa ser nativo de terras altas para prover de modo suficiente as necessidades de polinização da melancia, fornecendo um forte argumento econômico para se conservar esses hábitats naturais. Para fazendas que estão distantes do hábitat natural, a restauração ativa com plantas nativas em cercas-vivas e canais e ao redor das plantações, celeiros e estradas, poderia permitir que, de modo aproximado, 10% do hábitat nativo fossem obtidos (entre 20-40% das necessidades de polinização da melancia).

mudanças na descarga dos rios via represamento e irrigação

O aumento na intensidade da agricultura está usualmente associado à remoção de água superficial e subterrânea para a irrigação. Junto ao represamento da água dos rios, essa remoção da água para a irrigação pode ter consequências físicas drásticas para os padrões de fluxo dos rios. Desse modo, por exemplo, o Nilo na África, o Rio Amarelo na China e o Rio Colorado na América do Norte secam em partes do ano antes de alcançarem o oceano. Em muitos casos menos dramáticos, a remoção de água para usos agrícolas, industriais e domésticos muda as hidrografias (padrões de descarga) dos rios tanto pela redução da descarga (volume por unidade de tempo) quanto pela alteração dos padrões diários e sazonais do fluxo.

Os peixes raros de *Ptychocheilus lucius*, espécie consumidora de outros peixes, estão agora restritos aos braços superiores do Rio Colorado. A sua distribuição atual correlaciona-se de modo positivo com a biomassa de algas, a base energética da teia alimentar (Figura 13.5a-c). Osmundson e colaboradores (2002) propõem que a raridade de *P. lucius* pode se dever ao acúmulo



DE BEGON ET AL., 2006; ADAPTADA DE OSMUNDSON ET AL., 2002

Figura 13.5

Inter-relações entre parâmetros biológicos, medidos em vários braços do Rio Colorado para determinar as causas da distribuição decrescente de *Ptychocheilus lucius*. (a) Biomassa de invertebrados *versus* biomassa de algas (clorofila *a*). (b) Biomassa de peixes presas *versus* biomassa de algas. (c) Densidade de *P. lucius versus* biomassa de peixes presos (a partir de taxa de captura por minuto de pesca elétrica). (d) Intervalos médios de recorrência em seis braços do Rio Colorado (para os quais dados históricos eram disponíveis) de descargas necessárias para remover silte e areia que do contrário, poderiam se acumular, durante períodos recentes (1966-2000) e pré-regulação (1908-1942). As linhas sobre os histogramas mostram os intervalos máximos de recorrência. ln = logaritimo natural.

de sedimento fino no leito do rio, onde ele reduz a produtividade das algas em regiões a jusante do rio. Historicamente, o degelo da primavera em geral produzia fortes descargas com poder para remover grande parte do silte e da areia que de outra forma se acumularia. Como resultado da regulação do rio, contudo, o intervalo médio de recorrência de tais descargas aumentou de uma vez a cada 1,3-2,7 anos para somente uma vez a cada 2,7-13,5 anos (Figura 13.5d), estendendo o período de acúmulo de silte. Os gestores devem buscar incorporar aspectos ecologicamente importantes da hidrografia natural de um rio em esforços de restauração, se quiserem manter espécies ameaçadas (ou com valor extrativista).

13.3 Geração de energia e seus diversos efeitos

Desde a revolução industrial do século XVIII, nosso uso de combustíveis fósseis tem fornecido a energia para transformar grande parte do planeta por meio da urbanização, desenvolvimento industrial, mineração e agricultura altamente intensiva, silvicultura e pesca. Na Seção 13.3.1, analisamos os efeitos de longo

Tabela 13.1

Balanço do estoque global de carbono (em 10^9 toneladas métricas por ano), em 1980, para explicar os aumentos no carbono atmosférico causados por atividades humanas. Na linha rotulada "Faltando", o sinal de negativo indica a necessidade de identificar uma captação desconhecida de carbono do tamanho mostrado. Isto tem sido agora identificado como fertilização da vegetação terrestre por dióxido de carbono atmosférico, de modo que um aumento da ordem do que foi estimado como "faltando" pode ser levada em conta para um aumento do carbono armazenado em biomassa extra de vegetação (Kicklighter et al., 1999).

	ESTIMATIVA BAIXA EXTREMA	ESTIMATIVA MEDIANA	ESTIMATIVA ALTA EXTREMA
Liberação para a atmosfera			
Queima de combustíveis fósseis	4,7	5,2	5,7
Produção de cimento	0,1	0,1	0,1
Derrubada de floresta tropical	0,4	1,0	1,6
Derrubada de floresta não tropical	–0,1	0,0	0,1
Liberação total	5,1	6,3	7,5
Explicado por			
Aumento atmosférico	–2,9	–2,9	–2,9
Captação de nutrientes	–2,5	–2,2	–1,8
Faltando?	–0,3	+1,2	+2,8

ADAPTADA DE DETWILER & HALL, 1988

cenário de derrubada da floresta tropical deve ser hoje significativamente maior como resultado do aumento descontrolado de incêndios florestais na Indonésia e na América do Sul que se seguiram às secas associadas ao fenômeno El Niño de 1997/98.

o efeito-estufa

A atmosfera da Terra se comporta como uma estufa. A radiação solar aquece a superfície da Terra, a qual rerradia energia para fora, principalmente como radiação infravermelha. O dióxido de carbono – junto com outros gases cujas concentrações têm aumentado como resultado da atividade humana (óxido nitroso, metano, ozônio, clorofluorcarbonos) – absorve radiação infravermelha. Como o vidro de uma estufa, esses gases (e vapor d'água) impedem que parte da radiação escape e mantêm a temperatura alta. A temperatura do ar na superfície terrestre está atualmente 0,6 ± 0,2 °C mais alta do que nos períodos pré-industriais. Considerando-se futuros aumentos previstos nos níveis dos gases-estufa, as temperaturas continuarão a subir a uma média global entre 2,0 °C e 5,5°C até 2100 (IPCC, 2001; Millenium Ecosystem Assessment, 2005), porém com diferentes intensidades em locais distintos. Tais mudanças levarão ao derretimento de geleiras e calotas de gelo, ao consequente aumento do nível do mar e a grandes mudanças nos padrões globais de precipitação, ventos, correntes oceânicas e intervalo e escala de eventos de tempestades.

Em resposta a estas mudanças, podemos esperar alterações latitudinais e altitudinais na distribuição das espécies e extinções generalizadas, à medida que as floras e faunas não consigam perceber e resistir à taxa de mudança nas temperaturas globais (Hughes, 2000). Além disso, mudarão as ameaças globais impostas por espécies invasoras prejudiciais. Observe, por exemplo, a formiga argentina (*Linepithema humile*), nativa da América do Sul. Ela está agora estabelecida em todos os continentes, exceto na Antártica. Ela pode alcançar densidades extre-

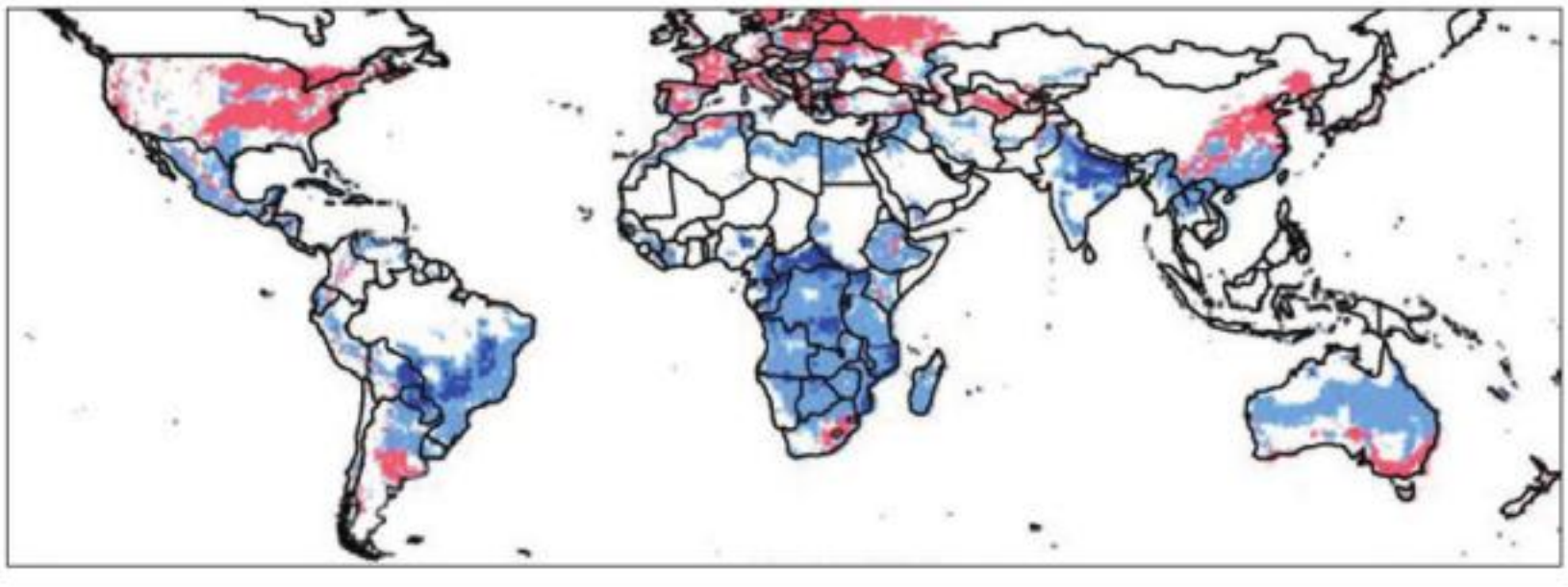
mamente altas e traz consequências adversas para a biodiversidade (eliminando os invertebrados nativos) e para a vida doméstica, enxameando itens alimentares e até mesmo crianças adormecidas. Um modelo de distribuição foi desenvolvido para a formiga, baseando-se em sua ocorrência nas zonas de distribuição nativa e invadida, e relacionando-a a dados climáticos (p. ex., temperaturas máximas, médias e mínimas, precipitação, número de dias congelamento, número de dias chuvosos) e dados topográficos (p. ex., altitude, declividade, aspecto). O modelo forneceu um bom ajuste com a distribuição atual baseada no clima presente. Além disso, a mudança climática prevista foi usada para modelar a distribuição futura da formiga. A Figura 13.7 indica, em vermelho, aquelas áreas em que se prevê um aumento na ocorrência da formiga em 2050 (aumento no ajuste da ocorrência da formiga) e, em azul, aquelas em que se prevê um declínio. A espécie retrairá a sua zona de ocorrência em áreas tropicais, mas expandirá em latitudes maiores. Ironicamente, a formiga argentina parece desenvolver-se melhor na América do Norte e na Europa do que na América do Sul.

Esforços para erradicar as formigas argentinas têm tido pouco sucesso. A resposta de manejo é, portanto, aumentar as precauções de biossegurança em regiões em que se espera que haja progressivamente mais invasões futuras.

chuva ácida

A maior parte dos poluentes que os seres humanos liberam na atmosfera retorna para a Terra, aproximadamente a metade na forma de gases ou partículas e metade dissolvida ou suspensa na chuva, neve e fumaça. Estes podem ser transportados pelo vento por centenas de quilômetros através das fronteiras estaduais e nacionais, e quando, geram perigo, podem ser fontes de acirradas disputas internacionais. Os poluentes atmosféricos dióxido de enxofre (SO_2) e óxidos de nitrogênio (NO_x), originados particularmente da queima de combustíveis fósseis, interagem com a água e o oxigênio na atmosfera para formar os ácidos sulfúrico e nítrico, os quais se precipitam como *chuva ácida*.

A água da chuva tem um pH de aproximadamente 5,6; porém, os poluentes o diminuem para menos de 5,0 e valores tão baixos quanto 2,4 têm sido registrados na Grã-Bretanha, 2,8 na Escandinávia e até mesmo 2,1 nos EUA.



ADAPTADA DE ROURA-PASCUAL ET AL., 2004

Figura 13.7

Mudanças previstas na distribuição da formiga argentina entre os dias atuais e 2050. Áreas vermelhas são aquelas em que se prevê a expansão da espécie, ao passo que nas áreas azuis sua retração está prevista.

dual possa ser feito de forma completamente limpa. Além disso, o poder poluidor dos resíduos radiativos tem uma escala de tempo que pode ser ordens de magnitude maior do que de outros poluentes humanos. Por exemplo, o plutônio-239 tem uma meia-vida de aproximadamente 25.000 anos. O plutônio é separado e recuperado do combustível consumido em reatores nucleares e prevê-se que os estoques tenham aumentado para mais do que 100 toneladas métricas por volta de 2010. Devem ser encontradas maneiras para nos protegermos contra os riscos de vazamento ao longo dessa escala temporal, talvez por meio do enterro em minas profundas após a incorporação em vidro.

a radiação natural de fundo e a produzida por atividades humanas são de magnitudes semelhantes

A radiação recebida por um organismo surge de atividades humanas (armamento nuclear, vazamento e acidentes em usinas nucleares, e uso médico), juntamente com uma contribuição de dimensão similar proveniente de "radiação de fundo", originada de raios cósmicos e produzida durante o decaimento radiativo de materiais, como o rádio e o tório, na crosta terrestre. A radiação total dada a um paciente com câncer pode ser muitos milhares de vezes maior do que a exposição total normal proveniente da radiação de fundo natural e artificial combinadas.

Chernobyl – o pior desastre de poluição nuclear até hoje

Um grande acidente em 1986, na usina nuclear de Chernobyl, na Ucrânia, liberou 50-185 milhões de curies de radioisótopos na atmosfera. Próximo à explosão, 32 mortes ocorreram em um período de tempo muito curto. Mais distante ao acidente, indivíduos contraíram doenças causadas pela radiação e alguns morreram. Efeitos na localidade continuaram a aparecer – o gado nasceu deformado, e milhares de adoecimentos induzidos pela radiação e mortes por câncer são esperados a longo prazo. Mais distante ainda, a poluição atmosférica de Chernobyl dispersa pelo vento foi detectada na Suécia 3 dias depois do acidente. Cinzas nucleares também alcançaram as Ilhas Britânicas. A Figura 13.9 mostra a persistência de césio-137 nos solos ácidos do noroeste da Grã-Bretanha, onde o mesmo foi absorvido por plantas e comido por ovelhas. A venda de ovelhas para consumo ainda estava proibida mais de 10 anos após o acidente, devido à persistência do isótopo em níveis perigosos.

13.3.3 Energia eólica

Neste período de mudança climática global, a exploração da energia dos ventos é bastante promissora. Porém, embora esta forma de geração de energia não libere dióxido de carbono, as comunidades locais frequentemente fazem objeções às enormes estruturas que aparecerão em suas localidades. (Esta dificuldade tem paralelo com a situação das usinas hidrelétricas, as quais produzem energia limpa, porém ao custo da alteração dos padrões de descarga dos rios e perda de oportunidades recreacionais a jusante; ver p. 478). Parques eólicos também apresentam risco ecológico em termos de ameaças para aves migratórias. Sobre o terreno, aves planadoras, como falcões e abutres, sofrem grande risco de colidirem com as turbinas (que ficam até 100 m acima do chão), particularmente porque os engenheiros costumam selecionar os seus locais pelas mesmas razões associadas ao vento que as aves selecionam as suas rotas (Barrios & Rodriguez, 2004). Diversos parques eólicos também são projetados para ambientes marinhos – na Europa, por

13.4.1 Descarte de dejetos humanos

Todos os produtos provenientes do corpo humano, mas mais notavelmente fezes e urina, podem ser considerados poluentes. Os gregos foram provavelmente os primeiros a controlar o acúmulo de poluentes nas cidades, e uma lei de 320 a.C. proibia a deposição de resíduos nas ruas. Os romanos também eram bastante conscientes quanto à poluição, e depositavam os resíduos das cidades em covas fora dos muros das cidades. Quando as civilizações gregas e romanas entraram em decadência, seus controles bastante sofisticados da poluição urbana colapsaram. Os castelos medievais, por exemplo, eram geralmente projetados com latrinas que se projetavam dos muros dos castelos, as quais simplesmente depositavam resíduos na base dos muros (os resíduos acumulados fornecem aos arqueólogos um registro direto das dietas históricas e da infestação por vermes intestinais). Até os séculos XIV e XV, as ruas abertas novamente tornaram-se o principal e único destino de fezes e urina humana e de animais. Um comércio especial, o do lixeiro, era pago para transportar os resíduos para lixões fora das cidades; em 1714 cada cidade na Inglaterra tinha um lixeiro oficial (o pioneiro da Agência de Proteção Ambiental). Mesmo quando os vasos sanitários (inventados por Thomas Crapper) começaram a ser instalados em alguns países no início do século XIX, os reservatórios subterrâneos (fossas) dentro dos quais aqueles eram esvaziados frequentemente transbordavam e contaminavam a água potável. Epidemias de cólera na metade do século XIX foram diretamente associadas a esta fonte de contaminação, uma descoberta que levou à ligação dos resíduos domiciliares diretamente aos esgotos cloacais tanto na Grã-Bretanha quanto nos EUA.

A um primeiro olhar, a forma mais fácil de lidar com fezes e urina acumulada poderia parecer ser diluí-los em grandes corpos d'água. Contudo, não é fácil descartar resíduos humanos e ao mesmo tempo fornecer água potável saudável. Além dessas questões de saúde, já vimos na Seção 13.2.2 de que forma pode haver profundos efeitos ecológicos relacionados ao descarte de resíduos em corpos d'água.

quando ecossistemas naturais não podem tolerar resíduos humanos...

Todos os ecossistemas naturais têm uma capacidade inerente de decompor fezes e, até certo ponto, processos naturais de decomposição em rios, lagos e oceanos podem tolerar o aumento dos níveis de matéria orgânica oriundos de esgotos humanos sem mudanças óbvias na natureza das comunidades biológicas que eles contêm. Contudo, problemas surgem quando a taxa de aporte dos esgotos excede esta capacidade. Primeiro, taxas excessivamente altas de decomposição de matéria orgânica morta em rios e lagos podem levar a condições anaeróbias (causando a morte de peixes e invertebrados). Isto acontece porque o oxigênio é consumido pelos micro-organismos decompositores mais rapidamente do que é reposto pela fotossíntese das plantas aquáticas e a difusão do ar. Segundo, o suprimento de nutrientes como fosfato e nitrato, que normalmente limitam o crescimento vegetal em corpos d'água, podem ser incrementados a um nível no qual o crescimento das algas é tão grande que estas sombreiam e matam outras plantas aquáticas – a eutrofização cultural discutida na Seção 13.2.2.

...os sistemas de tratamento de esgotos são necessários

Os sistemas modernos de esgotos foram desenvolvidos como equipamentos ecológicos para o manejo da poluição. Eles têm como objetivo cap-

de tratamento secundário é o *método de lodo ativado*, no qual o esgoto passa por tanques aerados contendo lodo que é ativado, ou semeado, por micro-organismos. Após o tratamento secundário, os sólidos restantes são sedimentados para gerarem mais lodo. A água contendo resíduos agora parece limpa, mas ainda contém dois tipos de impurezas: organismos patogênicos e concentrações altas de nutrientes minerais, as últimas gerando consequências para a saúde (Seção 13.2.2) e causando eutrofização, se liberada em rios e lagos.

Um estágio final de "polimento" geralmente inclui a adição de cloro e, às vezes, a irradiação de luz ultravioleta (UV) para matar bactérias. O *tratamento terciário* completo envolve a remoção de nutrientes, em boa parte por processos químicos de alto custo e artificiais.

os produtos do tratamento de esgotos são por si só poluentes

O esgoto não tratado é obviamente um poluente, com consequências adversas, tanto ecológicas quanto para a saúde, para os corpos d'água nos quais são despejados. Contudo, o despejo de esgotos que foram submetidos somente a tratamento primário é ainda passível de causar eutrofização, pois aqueles permanecem ricos em matéria orgânica e nutrientes. Além disso, mesmo o tratamento secundário remove somente a matéria orgânica, deixando a água com resíduos rica em nutrientes para as plantas. O lodo que se acumula em tanques de sedimentação é por si só um poluente que precisa ser descartado, habitualmente despejando-se no mar ou enterrando-se em aterros sanitários. O lodo enterrado se decompõe anaerobiamente, às vezes levando mais de 20 anos para mineralizar completamente, e produz metano, que é um gás-estufa que contribui para a mudança climática global (Seção 13.3.1). O lodo pode ser mais apropriadamente usado como fertilizante seco ou como um líquido aspergido sobre o solo; desta maneira, o ciclo dos nutrientes pode ser reconstituído pelo retorno dos nutrientes – assimilados a partir dos produtos agrícolas pelas pessoas – para o solo agrícola para serem absorvidos pelas futuras lavouras.

13.4.2 Compostos de clorofluorcarbonos e a redução da camada de ozônio

o ozônio pode ter consequências adversas localmente...

O ozônio é produzido pela influência da luz solar sobre o oxigênio e durante a oxidação do monóxido de carbono e de hidrocarbonetos como o metano. Ele tem três papéis muito distintos na poluição ambiental. Os dois primeiros são negativos, pois consequências poluidoras indesejáveis ocorrem à medida que a concentração de ozônio aumenta. Primeiro, em atmosferas poluídas com metano, hidrocarbonetos industriais, óxidos de nitrogênio e monóxido de carbono, o ozônio pode alcançar concentrações tóxicas para as plantas e que contribuem para a névoa seca. Segundo, o ozônio é também um gás-estufa, embora ele não seja significativo a este respeito.

...porém na atmosfera superior ele protege a Terra da radiação UV prejudicial

Contudo, o ozônio também se acumula na forma de uma camada na atmosfera superior. Esta "camada de ozônio" é benéfica porque absorve a maior parte da radiação UV (comprimento de ondas entre 200-300 nm) que incide sobre a atmosfera superior da Terra e, desse modo, torna o planeta habitável para plantas e animais. A frequência crescente de câncer de pele entre os seres humanos tem atraído a atenção para os danos causados pela exposição ao sol e para a importância da estabilidade da camada de ozônio.

Material com direitos autorais

Norte (Figura 13.12). É obviamente do interesse dos seres humanos e provavelmente da maioria dos outros organismos que as concentrações do ozônio devam permanecer baixas junto à superfície da Terra (p. ex., minimizando a névoa seca), mas altas na atmosfera superior, e que devemos descobrir como garantir isso. Acordos internacionais para suspender uso de CFCs esperam levar à recuperação do buraco da camada de ozônio por volta de 2050.

13.4.3 Mineração

alteração física proveniente da mineração de combustíveis fósseis

A nossa dependência de combustíveis fosseis tem efeitos que vão além da poluição atmosférica. A extração e o transporte de carvão, e principalmente petróleo, podem também causar alterações físicas nos hábitats. Desse modo, mais de 1 milhão de toneladas de petróleo entra nos cursos d'água do mundo a cada ano, de poços explorados no fundo oceânico e de navios petroleiros. O petróleo afeta a vida selvagem dos oceanos de diversas formas. Ele reduz o nível de aeração da água e impede a penetração de luz. Os danos aos invertebrados podem ser generalizados, afetando quítons, mexilhões, crustáceos e briozoários, assim como as algas marinhas. As penas das aves marinhas são obstruídas pelo petróleo, impedindo-as de voar, e as guelras dos peixes são cobertas e param de funcionar. O maior acidente nos EUA ocorreu em 24 de março de 1989, quando petroleiro *Exxon Valdez* encalhou em Prince William Sound, Alasca. Ele derramou aproximadamente 50.000 toneladas de petróleo cru, que se espalhou ao longo da costa por quase 1.000 km, contaminando as costas de uma floresta nacional, cinco parques estaduais, quatro áreas de hábitat crítico e um santuário de recreação estadual. Acredita-se que o episódio tenha matado 300 focas, 2.800 lontras-marinhas, 250.000 aves e possivelmente 13 orcas. Diversas pescas comerciais foram suspensas por um ano ou mais devido à preocupação de que peixes capturados na área pudessem entrar na cadeia alimentar humana. Por volta de 1996, 28 espécies e recursos ainda estavam listados como ainda não recuperados.

a mineração e purificação do cobre

Os metais foram primeiramente usados pelos seres humanos no final da Idade da Pedra, há aproximadamente 6500 anos. Ouro, prata e cobre foram os primeiros metais usados; eles são fáceis de extrair e por existirem na natureza como metais propriamente ditos, em vez de compostos químicos. Pepitas de ouro metálico puro eram encontradas em leitos de rios e batidas e moldadas para decoração. Uma vez que tais metais eram valorizados, foi um passo óbvio cavar e minerar à procura deles, e a partir desse ponto quase todas as fases na extração e uso industrial de metais envolvem uma sequência de fases de poluição ambiental.

Cada tipo de metal tem suas próprias peculiaridades. Aqui, usamos a mineração e purificação do cobre para ilustrar a poluição através da extração de metais. O cobre está presente em depósitos na forma metálica, como sulfeto ou como óxido. Como a maioria dos depósitos de metal, aqueles geralmente em mistura com outros metais, alguns dos quais podem ser valiosos (p. ex., ouro), enquanto outros são descartados na forma de resíduos mais ou menos perigosos.

A mineração industrial pode gerar poluição em todos os estágios de extração, purificação e descarte de resíduos:

1. Mineração e extração em pedreiras. A mineração ou a extração em pedreiras expõe o metal e seus minérios. Muitas das reservas de cobre do mundo estão próximas à superfície e são facilmente extraídas por mineração a céu aberto: as minas de cobre de Bougainville (Ilhas Salomão, Papua Nova Guiné) e as de Utah, nos EUA, estão entre as maiores cicatrizes humanas sobre a superfície da Terra (Figura 13.13).
2. Processamento. Os minérios são quebrados e pulverizados. Este processamento imediatamente expõe os minérios aos elementos e, mesmo após o melhor ter sido extraído, os resíduos permanecem ricos em cobre, e o metal escorre como resíduo tóxico para rios e lagos. As águas próximas às minas de cobre são comumente azuis-esverdeadas brilhantes, bastante estéreis e ricas em sais de cobre.
3. Concentração. O minério pulverizado é agitado na água, e o metal torna-se concentrado na flotação e é secado até formar um bolo. O restante, ainda rico em cobre, pode ser posteriormente concentrado para recuperar mais metal. A água e os resíduos que sobram contêm teores insuficientes de cobre para assegurarem uma extração posterior, porém contêm cobre suficiente para constituir-se em um resíduo perigoso e poluidor.
4. Purificação por meio de calor. O concentrado é aquecido a 1.230-1.300 °C, poluindo a atmosfera pela queima do combustível necessário. O aquecimento libera uma série de poluentes, como arsênico, mercúrio e enxofre na atmosfera.
5. Purificação por meio de eletrólise. O cobre pode agora ser purificado por eletrólise, a qual deixa a maior parte dos outros metais em um lodo que pode ser posteriormente purificado (para remover ouro, p. ex.). Porém, em última análise, esse processo também contribui com ainda mais resíduos tóxicos.

Figura 13.13
Mina de Binyon Canyon, Utah: ambiente tóxico e estéril criado pela maior escavação do mundo.

© DAVID R. FRAZIER

chumbo e mercúrio podem ser poluentes especialmente perigosos

O papel principal de alguns metais como poluentes ambientais acontece depois de terem sido purificados e usados industrialmente e, após, liberados no ambiente como resíduo industrial. O chumbo e o mercúrio são exemplos particularmente dramáticos. O chumbo tornou-se um poluente ambiental a partir do momento em que os romanos começaram a usá-lo para fazer canos d'água, poluindo sua água potável. O chumbo é classificado pela Agência de Proteção Ambiental dos EUA como o número 1 em sua lista de 275 substâncias perigosas, oferecendo um risco particular ao desenvolvimento do sistema nervoso em crianças pequenas e em fetos. O seu emprego em diversos usos comerciais está sendo suspenso. Não está claro se a poluição por chumbo tem consequências significativas para a vida selvagem em ambientes terrestres e aquáticos, mas o mesmo parece não se concentrar ao longo de cadeias alimentares. Este é um contraste fundamental em relação ao mercúrio.

O mercúrio é usado em uma diversidade de aplicações especializadas na indústria e na medicina – em interruptores elétricos, baterias, lâmpadas de vapor de mercúrio fluorescentes, termômetros, barômetros e amálgamas de dentes. Os principais acusados na liberação de mercúrio na atmosfera são, em ordem de importância, usinas termoelétricas, incineradores de resíduos hospitalares, incineradores de resíduos municipais e caldeiras industriais. No ambiente natural, o mercúrio pode ser convertido pela atividade microbiana a metilmercúrio, uma forma que é prontamente absorvida e acumulada ao longo das cadeias alimentares, especialmente em lagos e estuários. Os peixes, predadores de topo, podem acumular concentrações de mercúrio 10.000 a 100.000 vezes maiores do que aquelas encontradas na água circundante (Bowles et al., 2001). A população humana nativa que vive de recursos da vida selvagem pode acumular concentrações ainda maiores. O mercúrio é um veneno perigoso que pode causar dano permanente no cérebro e nos rins humanos, acometer fetos em desenvolvimento e danificar o sistema imune.

prospecção de espécies vegetais para restaurar sítios contaminados

Terras que foram danificadas por mineração são geralmente instáveis, sujeitas à erosão e desprovidas de vegetação. A solução mais simples para a recuperação das terras é o restabelecimento da cobertura vegetal, pois isto estabilizará a superfície, será visualmente atrativo e autossustentável (Bradshaw, 2002). Plantas candidatas para a recuperação são aquelas tolerantes aos metais tóxicos presentes. De especial valor são os ecótipos – diferentes genótipos, dentro de uma espécie, que ocupam diferentes nichos (ver Seção 2.3.1) – que desenvolveram resistência em áreas mineradas. Assim, certos genótipos (ou cultivares) de gramíneas tolerantes a metais têm sido selecionados para produção comercial no Reino Unido, para uso em solos neutros até alcalinos contaminados por resíduos ácidos de cobre (*Agrostis capillaris* cultivar "Parys"), chumbo, ou zinco (*Festuca rubra* cultivar "Merlin") (Baker, 2002).

Além disso, diversas espécies características de solos naturalmente ricos em metais desenvolveram sistemas bioquímicos para a aquisição de nutrientes, destoxificação e controle de condições geoquímicas locais. A *fitorremediação* de sítios contaminados por metais pode assumir uma variedade de formas (Susarla et al., 2002). A *fitoacumulação* ocorre quando o contaminante é

perenes (pastagem e plantas forrageiras), as quais contribuem tanto para uma melhor qualidade da água quanto para a biodiversidade. Finalmente, o cenário de "biodiversidade" tem faixas de vegetação ripária ainda mais largas, juntamente com reservas de pradarias, florestas e áreas úmidas, e um aumento de faixas entre lavouras, uma prática agrícola que beneficia a biodiversidade, pois aumenta a conectividade entre reservas.

os agricultores aceitam um cenário de "biodiversidade" a despeito da produtividade mais baixa

A percentagem de mudança após 25 anos em termos econômicos, de qualidade da água e biodiversidade é mostrada para cada cenário na Figura 13.15. Não surpreendentemente, o cenário de "biodiversidade" obtém os valores mais para ganhos em biodiversidade vegetal e animal. Mais esperado é o resultado que mostra que o uso da terra e as práticas de manejo requeridos pelo cenário de "biodiversidade" são quase tão lucrativos para os agricultores quanto as práticas atuais. O cenário de "biodiversidade" também obtém os valores mais altos quanto à aceitabilidade por parte dos agricultores (baseada nos valores atribuídos à imagens de cobertura do solo sob cada cenário), e fornece melhorias na qualidade da água similares em magnitude àquelas no cenário de "qualidade da água". A despeito da lucratividade levemente mais alta do cenário de "produção", parece que os agricultores não ficariam infelizes com a estratégia de "biodiversidade", que fornece os maiores benefícios à comunidade em termos de biodiversidade e serviços ecossistêmicos.

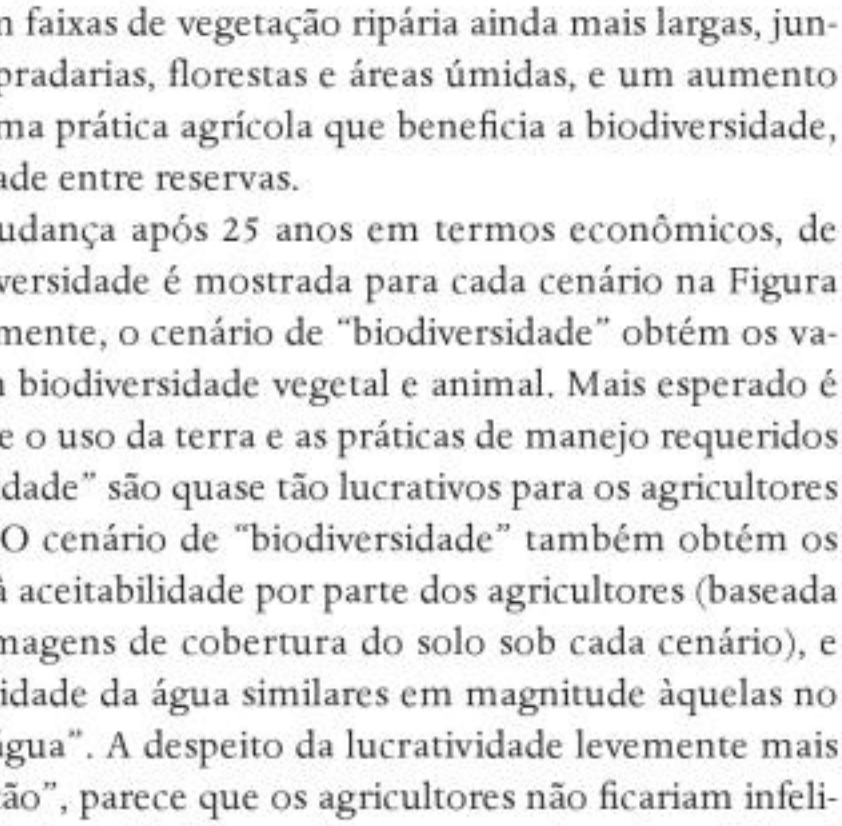
13.5.2 Resultados ambientais globais de cenários sociopolíticos diferentes

Lidar com a diversidade de pontos de vista entre vizinhos em uma região agrícola é suficientemente difícil, mas nossos maiores problemas ambientais requerem uma mudança global multinacional nos modos como tratamos da natureza.

Uma análise de quatro cenários sociopolíticos na Tabela 13.2 explora tendências prováveis de mudanças climáticas, problemas de poluição e o estado dos serviços ecossistêmicos. Se há pouca mudança em nossa mentalidade sociopolítica – isto é, se nosso mundo permanece regionalizado, fragmentado e preo-

Figura 13.15

Mudança percentual na área de captação de Walnut Creek para cada cenário ("produção", qualidade da água e "biodiversidade", comparada com a situação atual), em medidas de qualidade da água (sedimento, concentração de nitrato), uma medida econômica (ganho agrícola na área de captação como um todo), uma medida da preferência do agricultor para cada cenário (baseada nos escores atribuídos pelos agricultores a imagens que mostram como a cobertura do solo pareceria sob cada cenário) e duas medidas de biodiversidade (plantas e vertebrados). Os cenários de "biodiversidade" e "qualidade da água" tiveram escores maiores do que o cenário de "produção" em tudo, menos na lucratividade econômica.



ADAPTADA DE SANTELMANN ET AL., 2004

Tabela 13.2

Quatro cenários que exploram futuros plausíveis para ecossistemas e bem-estar humano; baseados em diferentes pressuposições a respeito de forças sociopolíticas de mudança e suas interações. As emissões de gases-estufa [dióxido de carbono (CO_2), metano (CH_4), óxido nítrico (N_2O) e "Outros"] são expressas como gigatoneladas de equivalentes-carbono (GtC-eq).

	EMISSÕES DE GASES ESTUFA ATÉ 2050	AUMENTO NA TEMPERATURA PREVISTO ENTRE 2050 E 2100	MUDANÇAS NO USO DA TERRA ATÉ 2050	TRANSPORTE DE NITROGÊNIO EM RIOS ATÉ 2025	SERVIÇOS ECOSSISTÊMICOS ATÉ 2025
Orquestração global Uma sociedade globalmente conectada focada em comércio e liberalização econômica global. Assume uma abordagem reativa para os problemas ecossistêmicos. Toma medidas fortes para reduzir a pobreza e desigualdade e investe em bens públicos, como infraestrutura e educação. O crescimento econômico é o mais alto dos quatro cenários, enquanto a população em 2050 é a menor (8,1 bilhões).	CO_2: 20,1 GtC-eq CH_4: 3,7 GtC-eq N_2O: 1,1 GtC-eq Outros: 0,7 GTC-eq	2050: +2,0 °C 2100: +3,5 °C	Declínio florestal lento até 2050,10% mais terra arável	Aumento do nitrogênio em rios	Serviços provedores melhorados, serviços reguladores e culturais degradados
Ordem pela força Um mundo regionalizado e fragmentado, preocupado com segurança e proteção, enfatizando primariamente os mercados regionais, prestando pouca atenção aos bens públicos e assumindo uma abordagem reativa aos problemas ecossistêmicos. A taxa de crescimento econômico é a mais baixa (particularmente em países em desenvolvimento) enquanto o crescimento populacional é o mais alto dentre os cenários (9,6 bilhões em 2050).	CO_2: 15,4 GtC-eq CH_4: 3,3 GtC-eq N_2O: 1,1 GtC-eq Outros: 0,5 GtC-eq	2050: +1,7 °C 2100: +3,3 °C	Declínio florestal rápido até 2050, 20% mais terra arável	Aumento do nitrogênio em rios	Todos os serviços ecossistêmicos fortemente degradados

(continua)

terras é os restabelecimento de cobertura vegetal, pois esta estabilizará a superfície, será visualmente atrativa e autossustentável. Plantas candidatas para a recuperação são as que são tolerantes aos metais tóxicos presentes.

Manutenção e restauração de serviços ecossistêmicos

O conceito de serviços ecossistêmicos focaliza três diferentes formas de ver os nossos efeitos sobre o mundo natural – a tripla decisão das perspectivas ambientais, econômicas e sociológicas. O planejamento do uso sustentável dos recursos naturais normalmente precisa ser feito em escalas regionais ou globais.

O impacto da agricultura depende da proporção da paisagem que é usada para a produção, e o planejamento precisa ser feito em escala regional e envolver especialistas em disciplinas ambientais e sociológicas. Lidar com a diversidade de visões entre vizinhos é suficientemente difícil, mas nosso maior problema ambiental – a mudança climática devido em grande medida à queima de combustíveis fósseis – requer um planejamento em nível global e multinacional.

QUESTÕES DE REVISÃO

Asteriscos indicam questões desafiadoras.

1 Quais são as características que distinguem a poluição humana do ambiente daquela gerada por outros organismos sociais?

2 Explique por que pode ser impossível conseguir uma produção agrícola crescente sem gerar níveis inaceitáveis de nitrato na água potável.

3* Considere o toalete que você usa mais frequentemente. Descubra para onde seu esgoto vai e como é tratado. Com quais problemas de poluição você está contribuindo com o resultado do descarte do seu esgoto?

4 Descreva as causas da chuva ácida e a forma pela qual ela prejudica comunidades aquáticas e terrestres.

5* Usinas hidrelétricas representam uma das formas menos poluidoras de geração de energia. Por outro lado, elas apresentam muitos efeitos negativos sobre os sistemas naturais. Quais são eles?

6 Defina as características que tornam alguns pesticidas poluentes particularmente perigosos.

7 Descreva as formas através das quais o uso de metais pelos seres humanos tem criado problemas de poluição ambiental.

8 Defina o efeito estufa e liste os poluentes que contribuem para o mesmo.

9* Revise o caso dos abutres asiáticos em via de extinção (ver Seção 1.3.4) e descreva os serviços ecossistêmicos que poderiam ser perdidos com os abutres. De forma esquemática, descreva como o valor econômico poderia ser estimado para estes serviços.

10* É frequentemente argumentado que a poluição ambiental pode ser evitada somente "fazendo-se o poluidor pagar". Discuta as formas através das quais isto pode, ou poderia, ser feito.

Material com direitos autorais

Capítulo **14**

Conservação

CONTEÚDOS DO CAPÍTULO

14.1 Introdução
14.2 Ameaças à biodiversidade
14.3 Conservação na prática
14.4 Conservação em um mundo em transformação
14.5 Considerações finais

CONCEITOS-CHAVE

Neste capítulo você:

- perceberá que, em nossas tentativas de conservação das espécies e comunidades da Terra, frequentemente ficamos entristecidos com nossa ignorância sobre o que há para conservar
- compreenderá que espécies ameaçadas de extinção são geralmente raras, mas que nem todas as espécies raras estão ameaçadas
- entenderá que algumas espécies correm risco de extinção, por alguns fatores, isolados ou combinados, como a sobre-exploração, a destruição de hábitats e a introdução de espécies exóticas
- perceberá que as populações que se tornam muito pequenas podem enfrentar problemas genéticos
- aprenderá que a conservação de uma espécie envolve o desenvolvimento de um plano de manejo, mas que normalmente também necessita de uma perspectiva mais abrangente em nível de comunidade
- perceberá que a mudança climática global dificulta mais ainda o planejamento de conservação

Material com direitos autorais

Os ecossistemas naturais têm sido ameaçados por um conjunto de influências humanas, principalmente em decorrência de nosso crescimento populacional explosivo. A Biologia da Conservação é a ciência que se preocupa em aumentar a probabilidade de persistência das espécies e das comunidades da Terra (ou, em termos gerais, da sua biodiversidade). Precisamos levar em consideração a extensão do problema, entender as ameaças impostas pelas atividades humanas e considerar como o conhecimento ecológico pode contribuir para a solução dos problemas ambientais.

14.1 Introdução

o que é biodiversidade?

O termo *biodiversidade* está frequentemente presente tanto na mídia popular quanto na literatura científica, o que, entretanto, muitas vezes ocorre sem uma definição inequívoca do seu significado. Na sua forma mais simples, o termo é usado para expressar a riqueza de espécies, ou seja, o número de espécies presentes em uma unidade geográfica definida (ver Capítulo 10). No entanto, a biodiversidade pode ser analisada em uma escala menor ou maior do que a espécie. Por exemplo, podemos incluir a diversidade genética de uma espécie, talvez procurando conservar subpopulações geneticamente distintas e subespécies (ver Capítulo 8). Acima do nível de espécie, podemos desejar assegurar que as espécies que não possuam parentes próximos vivos na atualidade recebam proteção especial, a fim de garantir a manutenção da maior variedade possível de linhagens evolutivas da biota mundial. Em uma escala ainda maior, a biodiversidade pode incluir o conjunto de tipos de comunidades presentes em uma região – pântanos, desertos, estágios iniciais e finais da sucessão de uma floresta e assim por diante. Assim, o termo "biodiversidade" pode ter significados diferentes. Não obstante, é necessário deixar claro o significado utilizado para que o termo tenha uso prático. Os ecólogos devem definir precisamente o que eles pretendem conservar em diferentes situações e como se pode julgar se as metas foram atingidas.

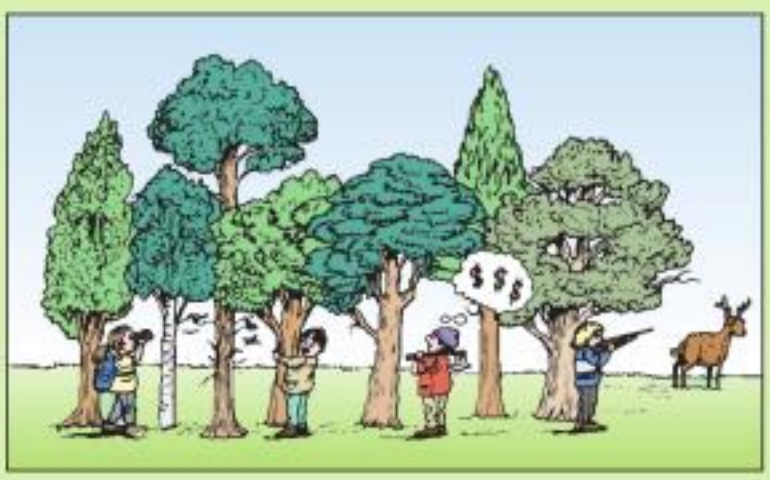
as estimativas do número de espécies sobre a Terra variam de 3 a 30 milhões ou mais

A taxa de extinção de espécies decorrente da influência humana é a principal preocupação dos biólogos da conservação. Para avaliarmos a dimensão desse problema, precisamos conhecer o número total de espécies que existem no mundo, a taxa na qual elas estão sendo extintas e compará-la com a taxa de extinção de períodos anteriores à evolução da espécie humana. Infelizmente, existem incertezas consideráveis em todas as nossas estimativas referentes a esses aspectos. Cerca de 1,8 milhão de espécies já foi descrita pelos cientistas (Figura 14.1), mas o verdadeiro número de espécies deve ser muito maior. Estimativas têm sido feitas de diferentes maneiras. Uma abordagem, por exemplo, utiliza informação sobre a taxa de descoberta de novas espécies em cada grupo taxonômico para fazer projeções. Esta técnica conduz a estimativas de um total de até 6-7 milhões de espécies no mundo. Contudo, as incertezas na estimativa da riqueza global de espécies são muito grandes e nossos melhores prognósticos variam de 3 a 30 milhões ou mais (Gaston, 1998).

taxas de extinção modernas em comparação com taxas de extinção históricas

Uma importante lição oriunda do registro fóssil é o entendimento de que a esmagadora maioria das espécies (provavelmente todas) finalmente se torne extinta – mais de 99% de todas as espécies que já existiram na Terra encon-

Muitas espécies têm um valor direto e muitas outras espécies provavelmente têm um valor potencial que permanece desconhecido. Por exemplo, a carne de animais selvagens (carne de caça), os peixes e as plantas continuam sendo recursos vitais em muitas partes do mundo, enquanto a maior parte do alimento mundial vem de plantas originalmente selvagens que foram domesticadas em regiões tropicais e semiáridas. No futuro, linhagens selvagens dessas espécies poderão ser exploradas devido à sua diversidade genética e espécies bem diferentes de plantas e animais poderão ser domesticadas. Em segundo lugar, conforme vimos no Capítulo 12, os benefícios potenciais que poderiam advir dos inimigos naturais de espécies-praga seriam enormes, se eles fossem usados como agentes de controle biológico; a maior parte dos inimigos naturais da maioria das pragas permanece sem ser estudada e é frequentemente desconhecida. Finalmente, cerca de 40% dos medicamentos prescritos e não prescritos em todo o mundo têm princípios ativos extraídos de plantas e animais. A aspirina, provavelmente o medicamento mais usado no mundo, teve origem nas folhas do salgueiro-branco-tropical (*Salix alba*). O tatu-galinha (*Dasypus novemcinctus*) tem sido utilizado no estudo da hanseníase e na preparação de uma vacina contra a doença; o peixe-boi-da-flórida (*Trichechus manatus*), um mamífero ameaçado de extinção, está sendo usado para entender a hemofilia; a espécie vegetal "rose periwinkle" (*Catharanthus roseus*) de Madagascar tem produzido dois potentes medicamentos, no tratamento da leucemia. Em todos esses casos, as espécies podem ser vistas como representando *serviços ecossistêmicos provedores* (ver Seção 13.1.2).



Outras espécies têm valor econômico indireto. Por exemplo, uma grande quantidade de espécies de insetos selvagens é responsável pela polinização de plantas agrícolas. Este é um outro serviço provedor. Em contexto diferente, o valor monetário do ecoturismo, o qual depende da biodiversidade, está se tornando cada vez mais importante. Por ano, nos EUA, cerca de 200 milhões de adultos e crianças participam de atividades recreativas em ambientes naturais e gastam por volta de 4 bilhões de dólares em ingressos, transporte, alojamento, alimentação e equipamentos. Além disso, os ecoturistas que visitam outros países para apreciar a sua biodiversidade gastam aproximadamente 12 bilhões de dólares por ano em todo o mundo (Primack, 1993). Em uma escala menor, uma grande quantidade de filmes, livros e programas educativos sobre história natural é "consumida" anualmente sem prejudicar as espécies selvagens nos quais estão baseados. Nestes contextos, a biodiversidade fornece *serviços ecossistêmicos culturais*. É necessário mais engenhosidade para desenvolver mecanismos para medir os benefícios econômicos indiretos advindos da biodiversidade; por exemplo, as comunidades biológicas podem ter uma importância vital na manutenção da qualidade química dos reservatórios de água, na proteção dos ecossistemas contra enchentes e secas, na proteção e manutenção do solo, na regulação do clima local e, até mesmo, global e na decomposição ou imobilização de resíduos orgânicos e inorgânicos. Todos esses são *serviços ecossistêmicos reguladores*.

Deve ser observado que muitas pessoas apontam para as bases éticas para a conservação, argumentando que cada espécie tem o seu próprio valor – um valor que existiria mesmo que o homem não estivesse aqui para apreciá-la ou explorá-la. A partir dessa perspectiva, mesmo as espécies sem um valor econômico concebível necessitariam de proteção.

Seria errado, no entanto, enxergar as coisas apenas do ponto de vista da conserva-

das espécies mais temidas (embora os ataques sejam muito mais raros do que o presente na imaginação popular) é pescado por esporte, muitos outros para fazer sopa de barbatana, enquanto uma grande proporção da estimativa anual de captura de 200 milhões de tubarões ocorre acidentalmente durante a pesca comercial. Um conjunto crescente de evidências indica que muitas espécies de tubarão estão apresentando um declínio em sua abundância, uma tendência que não deveria surpreender, devido à sua maturidade sexual tardia, seu ciclo reprodutivo lento e sua baixa fecundidade (Cortes, 2002). Os tubarões estão entre os predadores mais importantes do ambiente marinho e sua raridade forçada pode ter repercussões de larga escala nas comunidades oceânicas.

a ameaça imposta pelos colecionadores

Uma característica dos animais que são coletados em decorrência de seus ornamentos, seja por partes específicas de seu corpo, seja para servirem como animais de estimação ou mascotes, é que o seu valor para os colecionadores aumenta à medida que eles se tornam mais raros. Assim, em vez de serem menos explorados sob baixas densidades, em decorrência de uma redução dependente da densidade na sua taxa de consumo (ver Seção 7.5), é observado o oposto. O fenômeno não é restrito aos animais. Uma espécie vegetal endêmica da Nova Zelândia, o visco (*Trilepidia adamsii*), por exemplo, que parasita poucos arbustos de sub-bosque e árvores pequenas, foi, sem dúvida, coletada em excesso para fornecer exsicatas de herbários. Tendo sido sempre uma espécie rara, sua extinção (ela foi registrada de 1867 a 1954 e não foi vista desde então) ocorreu devido à coleta exagerada combinada ao desmatamento e, talvez, ao efeito adverso da redução das populações de aves que realizavam a dispersão de seus frutos.

14.2.2 Destruição de hábitats

Os hábitats podem ser adversamente afetados pela influência humana de três maneiras principais. Primeiro, uma proporção do hábitat disponível para uma determinada espécie pode ser completamente destruída em decorrência do desenvolvimento urbano ou industrial ou de atividades voltadas à produção de alimento e outros recursos, como a madeira. Segundo, o hábitat pode ser degradado pela poluição (ver Capítulo 13), a ponto de se tornar inabitável para certas espécies. Terceiro, o hábitat pode ser perturbado pelas atividades humanas em detrimento de alguns de seus ocupantes.

o hábitat pode ser destruído...

O desmatamento foi, e continua sendo, a causa mais comum de destruição de hábitats. A maior parte das florestas temperadas nativas dos países desenvolvidos foi destruída há muito tempo, ao passo que as taxas atuais de desmatamento nos trópicos são de 1% ou mais por ano. Como consequência, mais da metade do hábitat da vida selvagem já foi destruída na maioria dos países tropicais. O processo de destruição frequentemente faz com que o hábitat remanescente disponível para uma espécie fique mais fragmentado do que no passado. Isso pode ter várias repercussões sobre as populações afetadas, o que discutiremos na Seção 14.2.4.

...ou degradado

A degradação pela poluição pode ocorrer de várias formas, desde a aplicação de pesticidas que prejudicam outras espécies além dos organismos-alvo, até a chuva ácida com seus efeitos adversos sobre uma grande diversidade de organismos, como árvores em florestas, anfíbios em poças d'água e peixes em lagos,

e a mudança climática global que pode ter a influência mais abrangente de todas. Os ambientes aquáticos são especialmente vulneráveis à poluição. A água, os compostos químicos inorgânicos e a matéria orgânica entram nas bacias de drenagem, as quais apresentam uma íntima conexão com riachos, rios, lagos e plataformas continentais. Mudanças no uso do solo, liberação de resíduos e represamento e isolamento de corpos d'água podem afetar profundamente os padrões de fluxo da água e a sua qualidade (Allan & Flecker, 1993).

...ou perturbado

A perturbação de hábitats não tem uma influência tão grave quanto a sua destruição ou degradação, mas algumas espécies são particularmente sensíveis a ela. Por exemplo, o mergulho em recifes de coral, mesmo em reservas marinhas, pode danificá-los devido ao contato físico direto com as mãos, o corpo, os equipamentos ou os pés-de-pato. Frequentemente, a perturbação é secundária, mas pode contribuir com danos cumulativos e com a redução das populações de espécies vulneráveis de coral. Em uma análise do comportamento de 214 mergulhadores em um parque marinho na Grande Barreira de Recifes (*Great Barrier Reef*) da Austrália, foi constatado que 15% danificavam ou quebravam corais, principalmente por batidas com os pés-de-pato (Rouphael & Inglis, 2001). Os impactos eram causados mais comumente por mergulhadores do sexo masculino do que do feminino, ao passo que fotógrafos submarinos causavam mais dano, em média (1,6 corais quebrados a cada 10 minutos), do que mergulhadores sem câmeras fotográficas (0,3 corais quebrados a cada 10 minutos). A recreação, o ecoturismo e, até mesmo, a pesquisa ecológica em ambientes naturais não ocorrem sem o risco de perturbação e um declínio nas populações envolvidas.

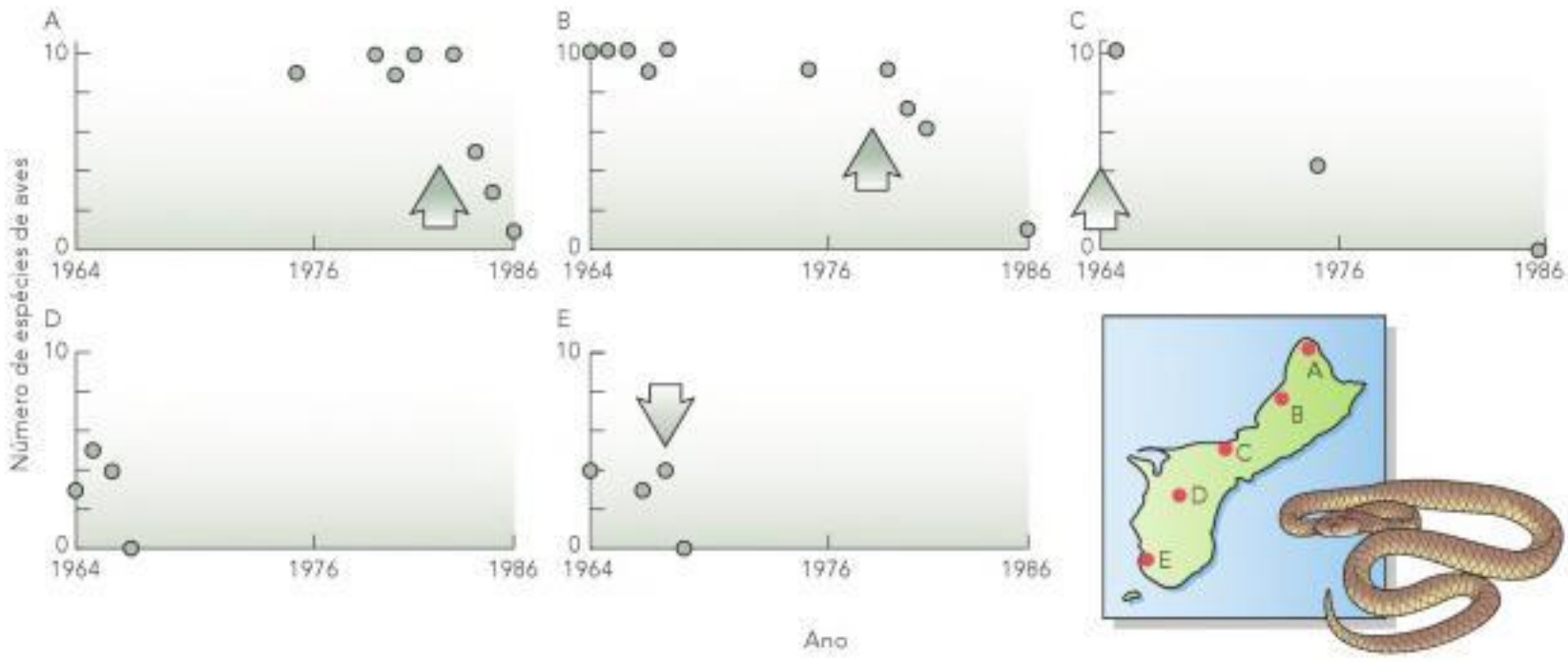
14.2.3 Espécies introduzidas

Invasões de espécies exóticas em novas áreas geográficas podem ocorrer naturalmente e sem a interferência humana. Contudo, as atividades humanas aumentaram enormemente a ocorrência desse fenômeno. As introduções mediadas pelo homem podem ocorrer acidentalmente, por meio do transporte humano, ou intencionalmente. As introduções intencionais podem ser ilegais e visar a um interesse privado ou podem ser legítimas e ocorrer na tentativa de beneficiar a população, visando ao controle de uma praga, à produção de novos produtos agrícolas e à criação de novas oportunidades recreativas. Muitas espécies introduzidas são assimiladas pelas comunidades sem causar um efeito óbvio. No entanto, algumas têm sido responsáveis por drásticas alterações para as espécies nativas e para as comunidades naturais.

predadores introduzidos

A introdução acidental da serpente *Boiga irregularis* em Guam, uma ilha no Oceano Pacífico, por exemplo, resultou na redução das populações de dez espécies endêmicas de aves florestais ao ponto da extinção pela predação de seus ninhos. A dispersão gradual da população dessa serpente a partir do centro da ilha em direção ao norte e ao sul tem sido acompanhada pela perda de espécies de aves (Figura 14.3). Da mesma forma, a introdução da predadora perca-do-Nilo (*Lates nilotica*) para servir como fonte de alimento humano no Lago Vitória da África Oriental, o qual possui uma altíssima diversidade de espécies, levou a maioria de suas 350 espécies de peixes endêmicas à extinção ou à beira da extinção (Kaufman, 1992).

Material com direitos autorais



ADAPTADA DE SAVIDGE, 1987

Figura 14.3

Declínio no número de espécies de aves florestais em cinco localidades da Ilha de Guam. As setas indicam a primeira vez que uma serpente (*Boiga irregularis*) foi avistada, em cada localidade (na localidade D, a serpente foi vista pela primeira vez no início da década de 1950).

introduções conduzindo à homogeneização

Os biólogos da conservação estão particularmente preocupados com os efeitos das espécies introduzidas sobre comunidades ricas em espécies endêmicas (i.e., espécies que não vivem em nenhum outro lugar no mundo). Na verdade, uma das principais causas da enorme biodiversidade existente no mundo é a ocorrência de centros de endemismo, fazendo com que hábitats semelhantes presentes em diferentes partes do mundo sejam ocupados por diferentes grupos de espécies que evoluíram nesses locais. Se todas as espécies tivessem acesso a qualquer lugar do planeta, poderíamos esperar que um número relativamente pequeno de espécies bem-sucedidas se tornasse dominante em cada bioma. O grau no qual essa homogeneização pode ocorrer naturalmente está restrito pelo poder limitado de dispersão da maioria das espécies frente às barreiras físicas que a dificultam. Através das oportunidades de transporte oferecidas pelo homem, essas barreiras têm sido rompidas por um número cada vez maior de espécies exóticas. O efeito das introduções tem sido a conversão de comunidades locais compostas por uma diversidade enorme de espécies em algo muito mais homogêneo.

Seria incorreto, no entanto, concluir que toda introdução de espécies em uma região leva inevitavelmente ao declínio da sua riqueza de espécies (Sax e Gaines, 2003). Por exemplo, existem numerosas espécies de plantas, invertebrados e vertebrados encontrados na Europa continental, mas ausentes nas Ilhas Britânicas (muitas devido à sua incapacidade de recolonizá-las após o último período glacial). Sua introdução provavelmente aumentaria a biodiversidade britânica. O efeito prejudicial significativo descrito anteriormente ocorre quando espécies agressivas impõem um novo desafio para as biotas endêmicas que evoluíram na ausência dessas espécies exóticas e que, portanto, não estão adequadamente adaptadas para lidar com elas.

14.2.4 Riscos demográficos associados a populações pequenas

A biologia da conservação é, em essência, uma disciplina da crise. Desta forma, a população remanescente de pandas gigantes na China (ou dos pinguins *Megadyptes antipodes* na Nova Zelândia ou das corujas *Strix occidentalis* na América do Norte) é tão pequena que, se nada for feito para proteger essa espécie, ela será extinta em poucos anos ou décadas. Existe uma necessidade urgente para se entender a dinâmica de pequenas populações.

Essas populações são governadas por um alto nível de incerteza, ao contrário das grandes populações, que podem ser descritas como sendo governadas pela lei das médias (Caughley, 1994). Três tipos de incerteza ou variação que têm grande importância para o destino das pequenas populações podem ser identificados.

1. *Incerteza demográfica*. Variações aleatórias no número de recém-nascidos do sexo masculino ou feminino, ou no número de indivíduos que morrem ou se reproduzem em um determinado ano, ou na "qualidade" genética dos indivíduos em relação à sua capacidade de sobreviver/reproduzir, podem ter uma grande influência sobre o destino de populações pequenas. Suponha que um casal produza uma ninhada composta apenas por fêmeas – tal evento passaria despercebido em uma grande população, mas seria a última geração de uma espécie composta apenas por este casal.
2. *Incerteza ambiental*. Mudanças imprevisíveis nos fatores ambientais, como "desastres" (tais como enchentes, tempestades ou secas de magnitudes que ocorrem muito raramente) ou alterações menores (variação interanual na temperatura ou na precipitação média), também podem selar o destino de uma população pequena. Em comparação com uma população grande, uma população pequena tem uma probabilidade maior de ser extinta ou reduzida a números tão baixos por condições adversas que sua recuperação pode se tornar impossível.
3. *Incerteza espacial*. Muitas espécies consistem de um conjunto de subpopulações que ocorrem em manchas de hábitat mais ou menos discretas (fragmentos de hábitat). Tendo-se em vista que as subpopulações provavelmente difiram em relação à incerteza demográfica e os fragmentos que elas ocupam em termos de incerteza ambiental, espera-se que a dinâmica entre extinção e recolonização local tenha grande influência sobre a probabilidade de extinção de toda a metapopulação (ver Seção 9.3).

o caso da galinha silvestre

Para ilustrar algumas dessas ideias, consideremos o declínio da galinha silvestre (*Tympanuchus cupido cupido*) na América do Norte. Essa ave já foi extremamente comum nos EUA, do estado do Maine até a Virgínia. Por ser altamente comestível e fácil de caçar (e também suscetível aos gatos domésticos e afetada pela transformação de seu hábitat de campo em áreas agrícolas), ela havia desaparecido do continente em 1830, e podia ser encontrada apenas na ilha de Martha's Vineyard. Em 1908, foi estabelecida uma reserva para as últimas 50 aves e, em 1915, a população tinha aumentado para vários milhares de indivíduos. No entanto, 1916 foi um ano ruim. Um incêndio (um desastre) eliminou grande parte da área de reprodução; houve um inverno particularmente rigo-

roso, juntamente com um influxo de aves de rapina (incerteza ambiental); por fim, uma doença de aves domésticas entrou em cena (outro desastre). Nesse ponto, a população remanescente estava sujeita a sofrer incerteza demográfica; por exemplo, apenas duas das 13 aves que estavam vivas em 1928 eram fêmeas. Uma única ave estava viva em 1930 e a espécie se extinguiu em 1932.

a importância da área de hábitat

Dos fatores de alto risco associados às extinções locais de espécies de plantas e animais, a pequena área de hábitat provavelmente seja o mais penetrante. A Figura 14.4 mostra as relações negativas entre as taxas de extinção anuais e a área de alguns táxons. Não há dúvida que a principal razão para a vulnerabilidade de populações habitantes de áreas pequenas é o fato de que elas próprias são pequenas. Isso é ilustrado na Figura 14.5 para espécies de aves em ilhas e para o carneiro *bighorn* (*Ovis canadensis*), em várias áreas de deserto no sudoeste dos EUA.

fragmentação do hábitat

Na realidade, a perda de hábitat resulta não apenas na redução do tamanho absoluto de uma população, mas também na divisão da população original em uma metapopulação de subpopulações semi-isoladas. A continuação do processo de fragmentação pode resultar em uma diminuição no tamanho médio dos fragmentos, em um aumento na distância entre eles e em um aumento na proporção de hábitat de borda (Burgman et al., 1993). Assim, uma questão de importância fundamental é saber se uma espécie está mais ameaçada simplesmente porque suas populações estão subdivididas. Em outras palavras, uma única população de determinado tamanho estaria mais ou menos ameaçada do que uma população dividida em subpopulações distribuídas em fragmentos de hábitat?

A resposta encontra-se no balanço entre a conectividade existente entre as subpopulações e a correlação entre a dinâmica das diferentes subpopulações. Desse modo, onde a probabilidade de dispersão entre os fragmentos (i.e., a conectividade) é alta, as metapopulações tenderão a persistir por mais tempo do que as populações não fragmentadas. A razão é que, quando determinadas subpopulações se extinguem, existe uma boa probabilidade de que elas serão reiniciadas por um colonizador oriundo de outra subpopulação. Contudo, quando os eventos de extinção em diferentes subpopulações estão fortemente correlacionados (devido a variações ambientais que agem de forma idêntica em todos os fragmentos), as metapopulações estarão mais ameaçadas do que as populações não fragmentadas. A razão para isso é que as subpopulações

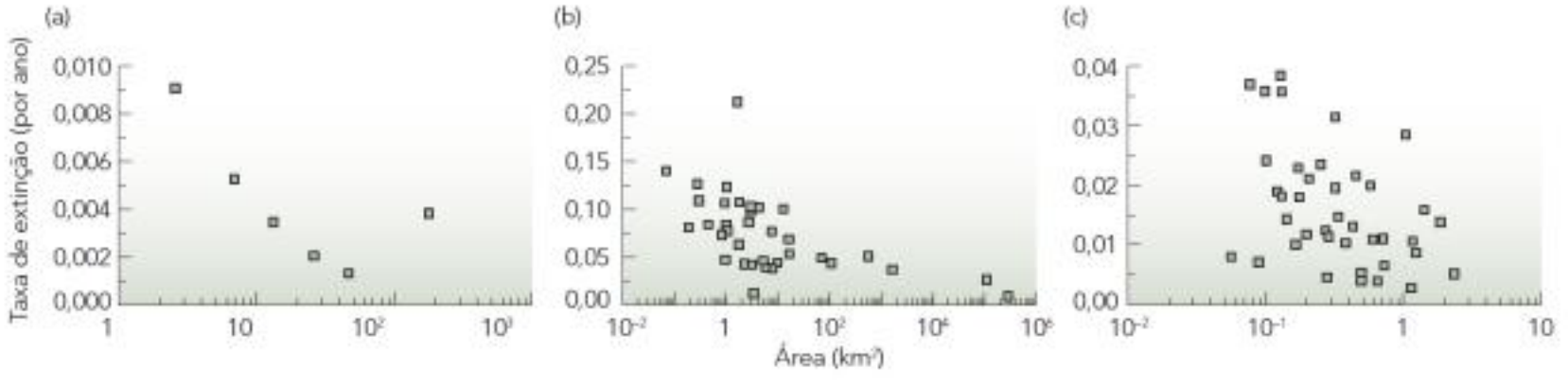


Figura 14.4

Taxas de extinção em percentagem em função da área de hábitat para (a) zooplâncton em lagos no nordeste dos EUA, (b) aves em ilhas europeias setentrionais e (c) plantas vasculares no sul da Suécia.

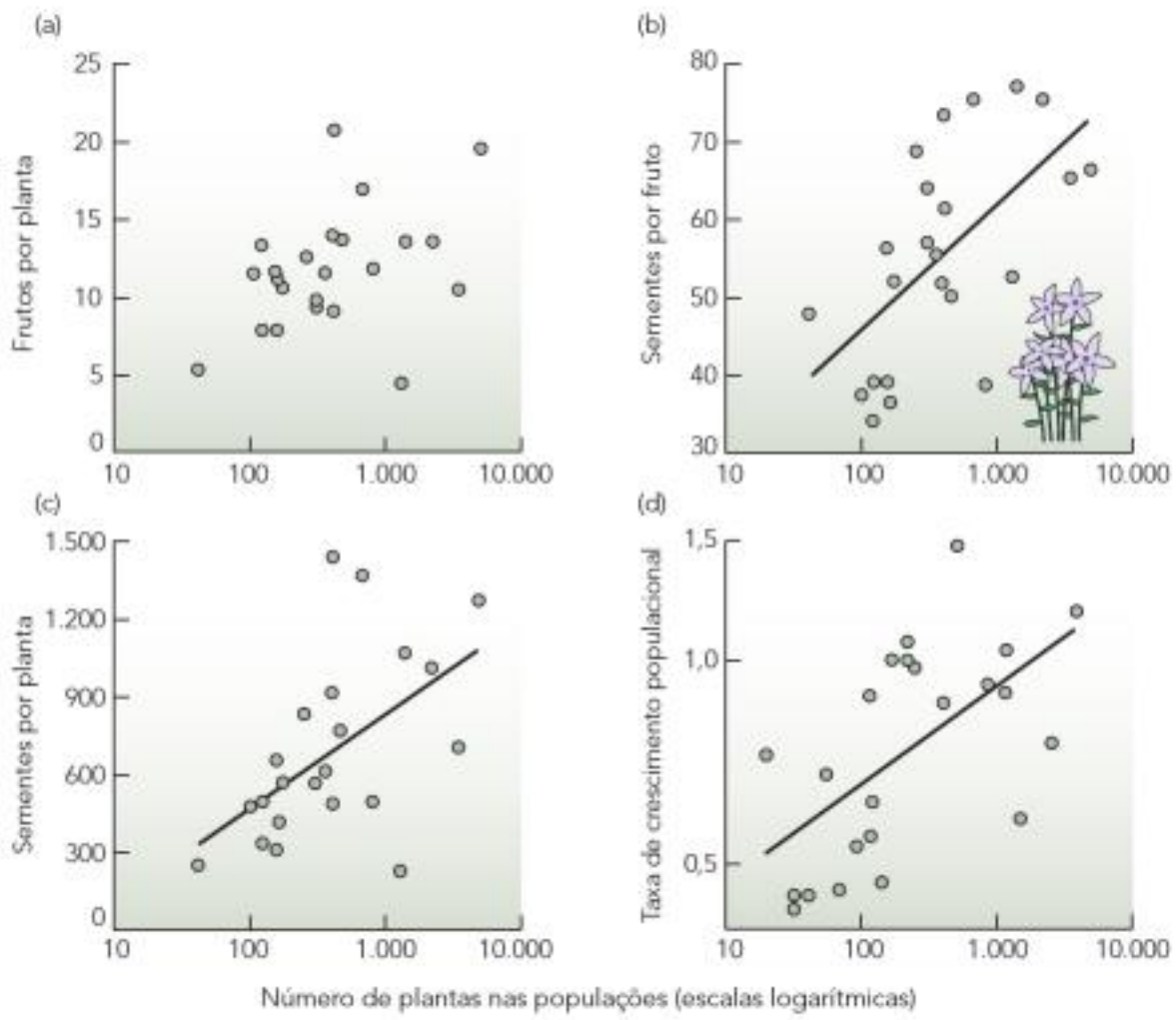
alelos fornecidos pela mãe e pelo pai são idênticos). Indivíduos que se acasalam com parentes próximos têm uma maior chance de produzir uma prole em que os mesmos alelos prejudiciais sejam recebidos de ambos os progenitores – consequentemente, onde o efeito deletério seja expresso. Existem muitos casos de depressão endogâmica – os criadores de animais e plantas domesticados, por exemplo, sabem há muito tempo que ela provoca redução na fertilidade, na sobrevivência, nas taxas de crescimento e na resistência a doenças.

Em seu estudo de 23 populações locais de uma planta rara, *Gentianella germanica*, nos campos das montanhas Jura (na fronteira Suíça-Alemanha), Fischer e Matthies (1998) encontraram uma correlação negativa entre a *performance* reprodutiva e o tamanho populacional (Figura 14.6a-c). Além disso, o tamanho populacional diminuiu entre 1993 e 1995 na maioria das populações estudadas, porém ele decresceu mais rapidamente nas populações menores (Figura 14.6d). Sementes tomadas de populações pequenas produziram menos flores do que sementes provenientes de populações grandes crescidas sob condições idênticas. Podemos concluir que os efeitos genéticos são importantes para a persistência das populações dessa espécie rara.

14.2.6 Uma revisão de riscos

"causas" de extinção

Vimos que a extinção pode ser provocada por uma ou várias "causas", incluindo a sobre-exploração, a perda de hábitats e as introduções de espécies. A Figura 14.7 ilustra a importância relativa das diferentes "causas" para a biodiversidade global de aves. As extinções de aves durante os últimos cinco séculos podem ser atribuídas, em medida aproximadamente igual, aos efeitos das espécies invasoras, da sobre-exploração por caçadores e da perda de



DE FISCHER & MATTHIES, 1998

Figura 14.6
Relação entre o tamanho populacional e (a) o número médio de frutos por planta, (b) o número médio de sementes por fruto e (c) o número médio de sementes por planta, em 23 populações de *Gentianella germanica*. (d) Relação entre a taxa de crescimento populacional de 1993 a 1995 (razão de tamanhos populacionais) e o tamanho populacional (em 1994). Todas as linhas de regressão são significativas a $P < 0,05$; nenhuma linha é mostrada em (a) porque a regressão não é significativa.

sentar o impacto da variação ambiental, incluindo aquele de desastres frequência e intensidade especificados. A dependência de densidade pode ser introduzida onde for requerida. Nos modelos mais sofisticados, cada indivíduo é tratado separadamente, considerando-se a probabilidade, com um grau de incerteza acoplado, de que sobreviverá ou produzirá certo número de descendentes dentro de uma sucessão de intervalos de tempo. O programa é, então, rodado muitas vezes e cada uma produz uma trajetória populacional diferente, devido aos elementos aleatórios envolvidos. Os resultados, para cada conjunto de parâmetros utilizado, são estimativas da probabilidade de extinção (a proporção de populações simuladas que são extintas) durante um período de tempo específico.

coalas – identificando populações sob risco específico

Os coalas (*Phascolarctos cinereus*) são reconhecidos como "quase ameaçados" na Austrália, com populações em diferentes partes do país variando de seguras a vulneráveis ou extintas. Penn e colaboradores (2000) usaram uma ferramenta de AVP amplamente disponível (conhecida como VORTEX; Lacy, 1993) para modelar duas populações em Queensland, uma que se pensava estar em declínio (Oakey) e a outra segura (Springsure). A reprodução dos coalas começa aos 2 anos nas fêmeas e 3 anos nos machos. Os outros valores demográficos foram derivados de conhecimento extensivo das duas populações e são mostrados na Tabela 14.1. Observe como a população de Oakey tinha maior mortalidade de fêmeas e menos fêmeas produzindo filhotes a cada ano. A população de Oakey

Tabela 14.1

Valores usados como entradas para simulações de populações de coalas em Oakey (declinando) e Springsure (segura). Os valores entre parênteses são desvios-padrão devidos à variação ambiental; o procedimento do modelo envolve a seleção de valores ao acaso a partir da distribuição. Assume-se que as catástrofes ocorram com certa probabilidade; em anos em que o modelo "seleciona" uma catástrofe, a reprodução e a sobrevivência são reduzidas pelos multiplicadores mostrados (p. ex., em um ano com uma catástrofe, a reprodução é reduzida a 55% do que teria ocorrido em outra situação).

VARIÁVEL	OAKEY	SPRINGSURE
Idade máxima	12	12
Razão sexual (proporção de machos)	0,575	0,533
Tamanho da prole de 0 (%)	57,00 (±17,85)	31,00 (±15,61)
Tamanho da prole de 1 (%)	43,00 (±17,85)	69,00 (±15,61)
Mortalidade das fêmeas na idade 0	32,50 (±3,25)	30,00 (±3,00)
Mortalidade das fêmeas na idade 1	17,27 (±1,73)	15,94 (±1,59)
Mortalidade das fêmeas adultas	9,17 (±0,92)	8,47 (±0,85)
Mortalidade dos machos na idade 0	20,00 (±2,00)	20,00 (±2,00)
Mortalidade dos machos na idade 1	22,96 (±2,30)	22,96 (±2,30)
Mortalidade dos machos na idade 2	22,96 (±2,30)	22,96 (±2,30)
Mortalidade dos machos adultos	26,36 (±2,64)	26,36 (±2,64)
Probabilidade de catástrofe	0,05	0,05
Multiplicador para reprodução	0,55	0,55
Multiplicador para sobrevivência	0,63	0,63
% de machos em *pool* reprodutivo	50	50
Tamanho populacional inicial	46	20
Capacidade de suporte, *K*	70 (±7)	60 (±6)

ADAPTADA DE PENN ET AL., 2000

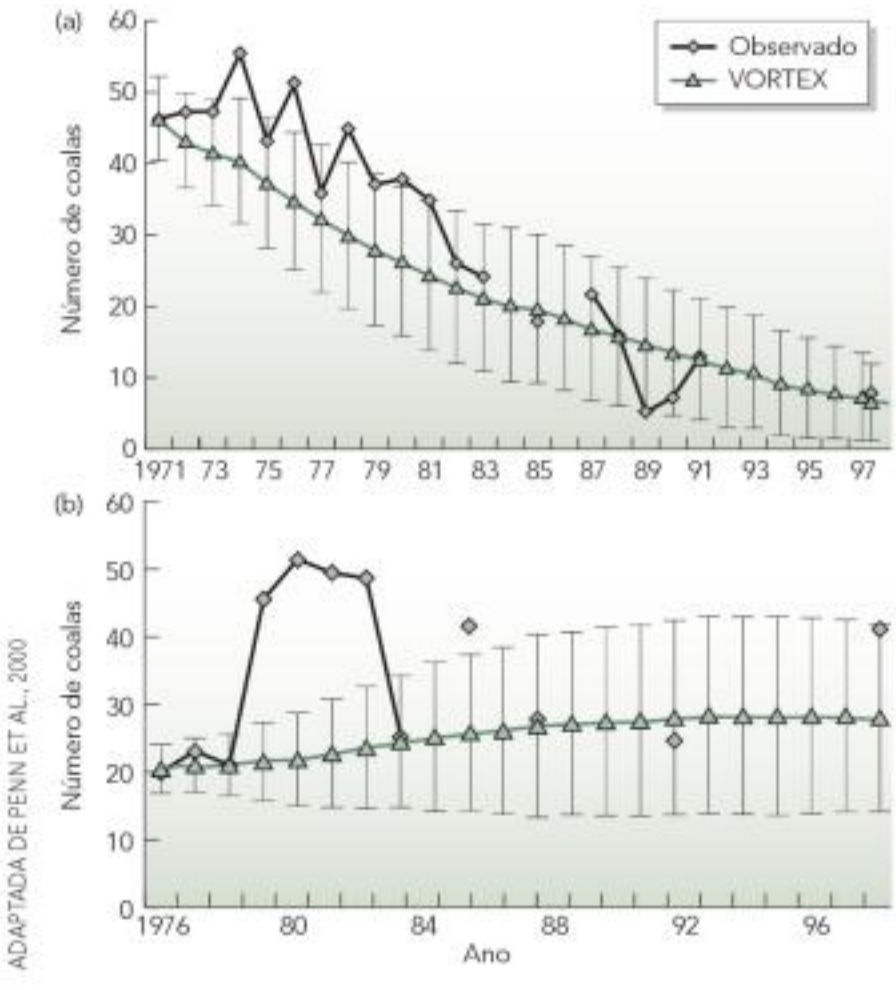
Material com direitos autorais

foi modelada a partir de 1971 e a de Springsure a partir de 1976 (quando as primeiras estimativas de densidade estavam disponíveis) e as trajetórias dos modelos foram de fato declinante e estável, respectivamente (Figura 14.9). Ao longo do período modelado, a probabilidade de extinção da população de Oakey foi de 0,380 (i.e., 380 de 1.000 iterações foram extintas), enquanto a de Springsure foi de 0,063. Em geral, os gestores, preocupados com espécies criticamente em perigo, não conseguem monitorar populações para checar a acurácia de suas previsões. Em contraste, Penn e colaboradores (2000) foram capazes de comparar as previsões de suas AVPs com trajetórias de populações reais, pois as populações de coalas tem sido monitoradas desde a década de 1970 (Figura 14.9). As trajetórias previstas estiveram próximas das tendências populacionais reais, particularmente para a população de Oakey, e isto dá credibilidade à abordagem de modelagem. A acurácia em prever de VORTEX e de outras ferramentas de modelagem por simulação tem se mostrado boa em relação a 21 outros bancos de dados de longa duração sobre animais (Brook et al., 2000).

Como tais modelagens podem ser usadas em atividades de manejo? Os governos locais em New South Wales são obrigados a preparar planos compreensíveis de manejo dos coalas e garantir que os empreendedores avaliem os potenciais hábitats desses animais quando uma construção ocupa uma área maior do que 1 hectare. Penn e colaboradores (2000) defendem que a modelagem de AVP pode ser usada para determinar se qualquer esforço feito para proteger hábitats será provavelmente recompensado por uma população viável.

Silene regia – manejo de uma planta em perigo

As histórias de vida das plantas apresentam desafios específicos para a modelagem por simulação, incluindo a dormência das sementes, o recrutamento altamente periódico de plântulas e o crescimento clonal (Menges, 2000). Contudo, da mesma forma que com animais em perigo, diferentes



ADAPTADA DE PENN ET AL., 2000

Figura 14.9
Tendências observadas em populações de coalas (diamantes) comparadas com *performances* populacionais previstas (triângulos, ± 1 DP) baseadas em 1.000 repetições do procedimento VORTEX de modelagem em (a) Oakey e (b) Springsure. Censos populacionais reais não foram realizados a cada ano.

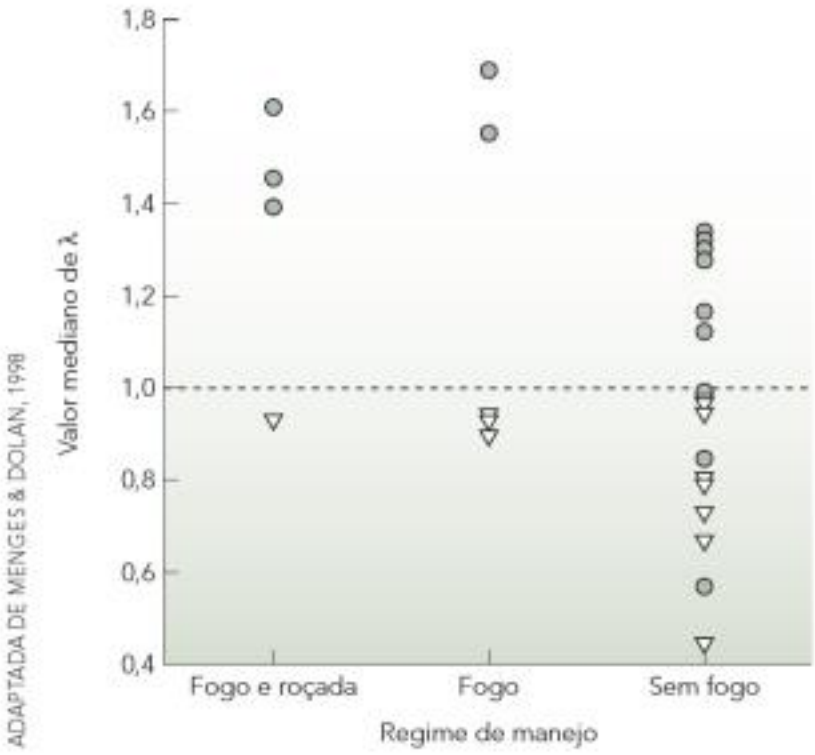


Figura 14.10
Taxas medianas de crescimento populacional (λ) de populações de *Silene regia* em relação ao regime de manejo, para anos com (círculos sombreados) e sem (triângulos abertos) recrutamento de plântulas. Regimes de manejo sem queima incluem apenas roçada, uso de herbicidas ou nenhum manejo. Todos os sítios acima da linha tracejada apresentam valores de $\lambda > 1{,}0$, indicando a sua capacidade de crescer em tamanho. Aqueles valores abaixo da linha estão a caminho da extinção.

crutamento de plântulas ocorreu quanto para anos em que o recrutamento não ocorreu. Todos os sítios onde λ foi maior do que 1,35 quando ocorreu recrutamento são manejados com queima e alguns também por roçadas; para nenhum destes foi prevista extinção durante o período modelado. Por outro lado, populações sem nenhum regime de manejo, ou cujo manejo não inclui fogo, tiveram valores menores de λ e todos (exceto dois) tiveram probabilidades de extinção previstas (ao longo de 1.000 anos) entre 0,10 e 1,00.

A recomendação de manejo óbvia é usar a queima prescrita para fornecer oportunidades para o recrutamento de plântulas. Baixas taxas de estabelecimento de plântulas podem ser devido a roedores ou formigas comendo frutos ou a competição por luz com outras plantas – áreas queimadas provavelmente reduzem um ou ambos destes efeitos negativos.

14.3.2 Tratando de questões genéticas

recuperação do pombo-rosa

O pombo-rosa (*Columba mayeri*), outrora frequente na ilha de Mauritius, foi reduzido a apenas 9 ou 10 indivíduos em 1990. Como resultado da liberação de indivíduos reproduzidos em cativeiro, a população aumentou para 355 indivíduos livres (mais aqueles em cativeiro) em 2003. Em cativeiro, o objetivo foi manejar os cruzamentos para reter níveis elevados de diversidade genética e minimizar o endocruzamento. A população cativa originalmente descendeu de apenas 11 indivíduos fundadores, aumentados em 1989 a 1994 pela adição de 12 indivíduos fundadores (prole dos indivíduos selvagens remanescentes).

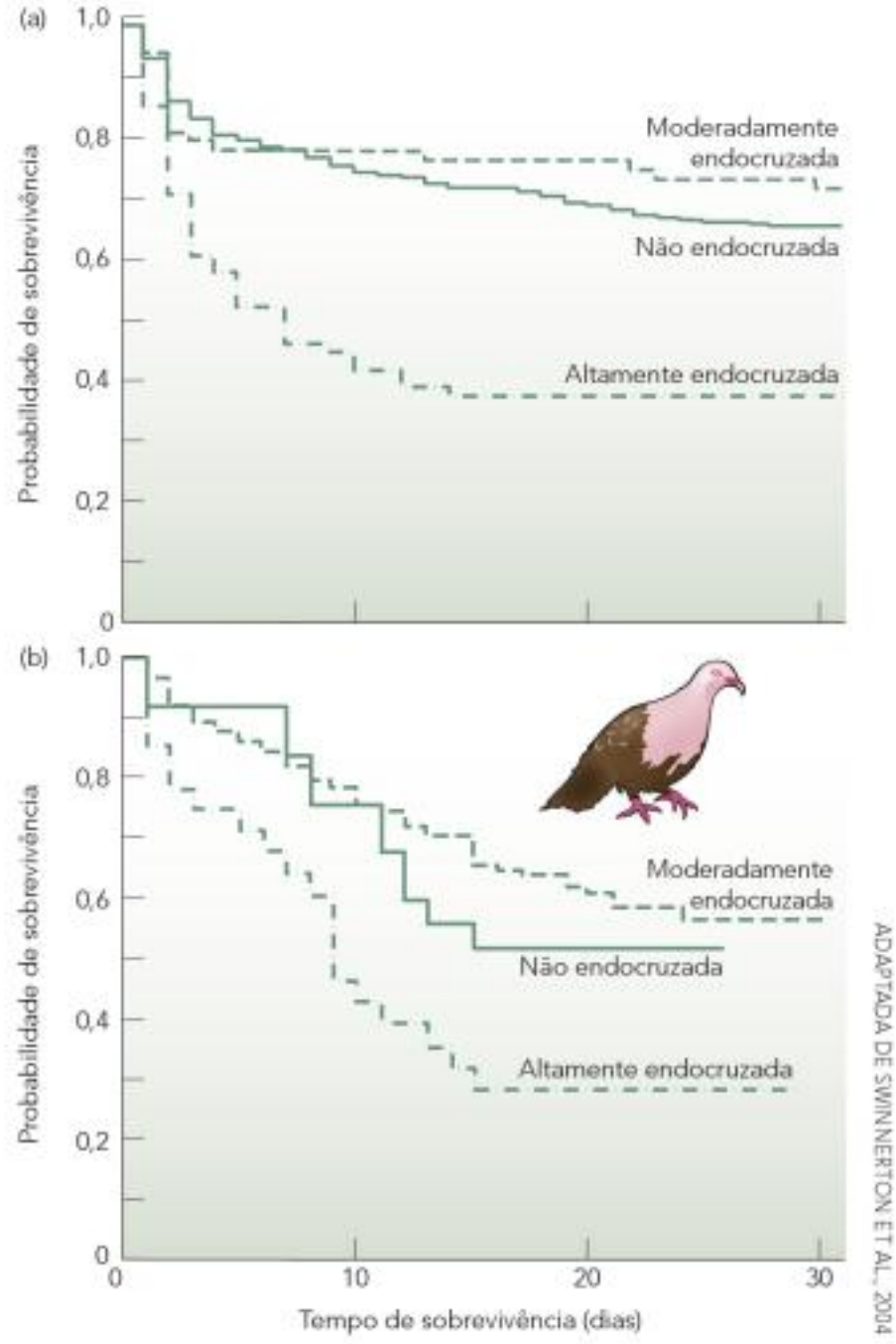
Uma vez que as aves geradas em cativeiro são liberadas na natureza, a incidência de depressão por endocruzamento não é fácil de controlar – a tática de liberar um grande número de aves fornece a chance mais alta de sucesso. Entre 1987 e 1997, 256 aves foram reintroduzidas em Mauritius – sempre que foi possível selecionar aves com endocruzamento mínimo (baseado em informações de "registros genealógicos" de cruzamentos) e liberá-las em grupos com boa representação dos diferentes ancestrais fundadores. Todas as aves foram identificadas.

A genética e o sucesso ecológico tanto das populações cativas quanto as selvagens têm sido cuidadosamente monitorados. Assim, podemos avaliar o impacto do endocruzamento na sobrevivência e reprodução sob a situação controlada da criação em cativeiro e também nas circunstâncias mais arriscadas da natureza. O endocruzamento reduziu a fertilidade dos ovos e a sobrevivência dos filhotes (Figura 14.11), mas os efeitos foram fortemente marcados somente nas aves mais endocruzadas. A história de sucesso da reintrodução do pombo rosa tem o benefício adicional de fornecer uma quantificação rara do valor de se evitar o endocruzamento quando se maneja populações em perigo.

14.3.3 Selecionando áreas de conservação

A elaboração de planos de sobrevivência para determinadas espécies pode ser a melhor maneira de lidar com aquelas consideradas altamente ameaçadas e identificadas como de importância especial (p. ex., espécies-chave descritas na Seção 9.5.2, espécies evolutivamente únicas, grandes animais carismáticos que são facilmente "vendidos" para o público). Contudo, é impossível lidar individualmente com todas as espécies ameaçadas. Recursos financeiros para a conservação são simplesmente muito limitados para isso. Entretanto, podemos esperar

Figura 14.11
Efeito do endocruzamento sobre a probabilidade de sobrevivência aos 30 dias de idade de filhotes de pombo-rosa (a) em cativeiro e (b) na população selvagem. O endocruzamento é expresso como um índice derivado de ancestrais conhecidos em relação a 23 indivíduos fundadores. Quanto menores os fundadores numa ancestralidade de aves, maior será o índice de endocruzamento. As aves são agrupadas em três classes – não endocruzadas, moderadamente endocruzadas e altamente endocruzadas. Somente aves altamente endocruzadas mostram um efeito poderoso de endocruzamento.



ADAPTADA DE SWINNERTON ET AL., 2004

conservar a maior biodiversidade protegendo comunidades inteiras pelo estabelecimento de áreas protegidas. De fato, áreas protegidas de vários tipos (parques nacionais, reservas biológicas, áreas de proteção ambiental, etc.) cresceram em número e área durante o século XX. Atualmente, cerca de 7,9% da área de terra do mundo está protegida (e 0,5% da área marinha; Balmford et al., 2002).

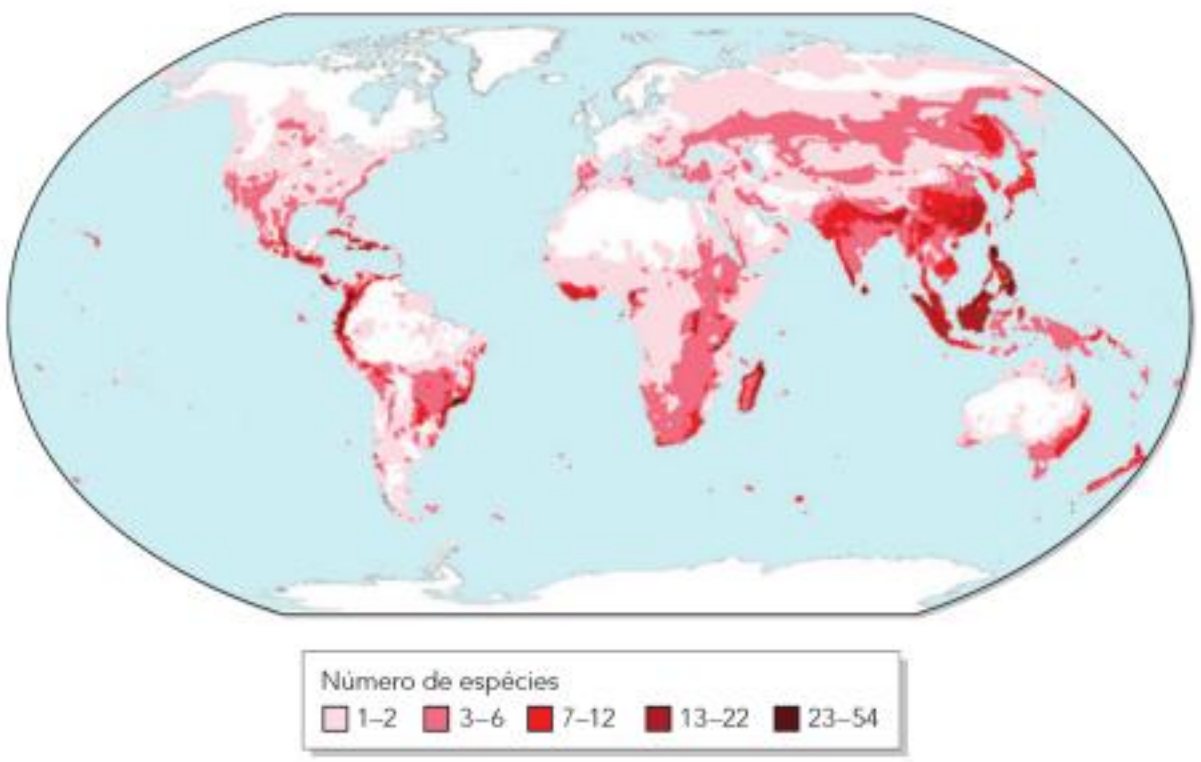
hotspots de diversidade

É importante definir prioridades, a fim de que o número restrito de novas áreas protegidas nos meios terrestre e marinho possa ser avaliado sistematicamente e escolhido com cuidado. Sabemos que as biotas de diferentes locais variam em relação à riqueza de espécies (com centros de diversidade específicos), ao seu grau de singularidade (com centros de endemismo) e ao seu grau de ameaça (com *hotspots* de extinção, por exemplo, devido à destruição iminente dos hábitats). Um ou vários desses critérios poderiam ser utilizados para estabelecer prioridades de áreas potenciais para proteção (Figura 14.12).

delineamento de reservas naturais

Uma aplicação possivelmente surpreendente da teoria do delineamento de biogeografia de ilhas (ver Seção 10.5.1) está na conservação da natureza. Isso porque muitas unidades de conservação estão circundadas por um "oceano" de hábitat impróprio e hostil que foi transformado pelo homem. O estudo de ilhas em geral pode nos fornecer "princípios de delineamento" que podem ser usados no planejamento de reservas naturais? A resposta é um cauteloso "sim" e alguns aspectos gerais devem ser citados.

1 Um dos problemas que os gestores ambientais às vezes enfrentam diz respeito à decisão de estabelecer uma única reserva de grande extensão ou várias reservas menores que juntas abarcam a mesma área. Se a região é homogênea em termos de condições e recursos, é provável que áreas menores conterão um subconjunto das espécies presentes na área. Em tal caso seria preferível estabelecer uma reserva maior na expectativa de conservar mais espécies (esta recomendação vem das relações espécies-área discutidas na Seção 10.5.1).
2 Por outro lado, se toda a região é heterogênea, então cada uma das pequenas reservas poderá suportar um grupo diferente de espécies e o total



ADAPTADA DE RODRIGUES ET AL., 2006

Figura 14.12
Distribuição dos *hotspots* da biodiversidade, mostrando os números de espécies de aves e anfíbios globalmente ameaçados mapeados numa área equivalente (cada célula tem 3.113 km^2).

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

14.4 Conservação em um mundo em transformação

Como vimos, uma ideia básica que deriva da teoria da biogeografia de ilhas é que áreas menores contêm menos espécies. Uma maneira de avaliar o risco de extinção de espécies endêmicas sob mudança climática global é estimar, com base nas mudanças previstas na temperatura e pluviosidade, a perda em área dos hábitats-chave. Assim, por exemplo, a biota característica da Província Florística do Cabo, discutida na Seção 14.3.3., presumivelmente perderá 65% de sua área habitável em 2050. Baseando-se no padrão geral que relaciona a riqueza de espécies à área, isto representa uma redução de 24% no número de espécies (Thomas et al., 2004). Além disso, esta conclusão está baseada na pressuposição otimista de que todas as *Protea* são capazes de se dispersar para todas as áreas atualmente inabitadas que se tornam habitáveis (a mudança climática global também tornará algumas áreas inabitáveis mais habitáveis). Se nenhuma dispersão é assumida, e distribuições futuras são simplesmente aquelas partes reduzidas das distribuições atuais que permanecem habitáveis, 30 a 40% das espécies parecem estar sob risco de extinção. Destinos similares poderiam aguardar diversos *taxa* animais e vegetais ao redor do mundo (Quadro 14.3). Em muitos casos, porém, uma escolha apropriada de áreas protegidas pode minimizar as perdas previstas.

14.3 ECONSIDERAÇÕES ATUAIS

O seguinte artigo foi publicado no *Boston Globe* de 2 de janeiro de 2007.

O silêncio dos ursos polares

Os ursos polares do Ártico estão se tornando canários na mina, alertando sobre as consequências do aquecimento global.

Mesmo a administração Bush tem sido forçada, de má vontade, a reconhecer isso. Na semana passada, o governo propôs colocar os ursos na lista de espécies ameaçadas, porque o aumento nas temperaturas no Ártico está privando-os das plataformas de gelo de sobre as quais eles caçam focas. Porém o Secretário do Interior, Dirk Kempthorne, agiu somente sob pressão de um conjunto de organizações ambientais, e se recusou a admitir que as emissões de gases-estufa de veículos e chaminés estão causando a perda de gelo e teriam que ser reduzidas para salvar o hábitat dos ursos.

A administração ainda tem um longo caminho a seguir, antes sair da negação que a tem deixado à margem, enquanto outras nações tomam atitudes para reduzir a emissão de gases-estufa. Se os EUA não assumirem rapidamente um papel de liderança nesse tema, os ursos polares serão somente uma dentre muitas espécies que sofrerão. Assim como os seres humanos.

Não é surpresa que uma das primeiras espécies a serem afetadas pela mudança climática está no Ártico. Nas latitudes mais ao norte, as temperaturas estão aumentando a duas vezes a taxa global e poderiam subir 13 graus Fahrenheit adicionais até o fim do século. Os pesquisadores dizem que o gelo marinho do verão diminuirá entre 50 e 100%, com o pior cenário do Centro Nacional

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

ÍNDICE

Os números das páginas em itálico se referem a figuras e/ou tabelas separadas do texto

Abelha (*Apis mellifera*) 118-120, *308-309*, 484-486
Abeto balsâmico (*Abies balsamea*) 138-139
Abeto-de-Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) *204-205*, 257-258, *259*, *377-378*
Abies balsamea (abeto balsâmico) 138-139
Absinto 150-151
Abundância
  análise do fator-chave 325-334
  deteminação *323-328*, *332-333*
  e dispersão 193-196
  e predação 251-253, 265-267, 269
  estabilidade *322-324*
  flutuações 320-322, *322-323*
  índices de 176-178, *323-324*
  observação de mudanças 22-23
  oscilações/ciclos 265-267, 269, *267-269*
    conjuntas 266-272
  regulação *323-328*, *332-333*
Abundância de equilíbrio *462-463*
Abutres 44-51
Acacia burkittii 189-190, *190-191*
Acácia chifre-de-touro (*Acacia cornigera*) 304-306
Acacia cornigera (acácia chifre-de-touro) 304-306
Accipiter nisus (gavião-da-Europa) 476-477, *477-478*
Acer saccharum (bordo) 151-152
Ácido sulfúrico 123-124
Acidófilos 104-105
Ácidos graxos de cadeia curta 310-311
Aclimatização/aclimação 96-98, 101-102
Actinia tenebrosa 61-62
Adenina 288-289, *290-291*
Adensamento e predação 273-277
Aeschylanthus 148-149
Afídeo da roseira 118-120
Afídeo-do-algodão 463-465
Afídeo-do-trevo-manchado (*Therioaphis trifolii*) 463-464
Afídeos *118-122*, 306-308
África do Sul, Região Florística do Cabo 532-534
AGCCs (ácidos graxos de cadeia curta) 310-311
Ageneotettix deorum 257-258
Agricultura
  controle de pragas 462-469
  cultivo baseado nas curvas de nível 459-461
  cultura intensiva 480-482
  e degradação de hábitat 479-488, 507-508
  e degradação e erosão do solo 456-461, 475-476
  e manejo de paisagem 502-504, *504*, *507*
  e mudança climática global 470-473, 471-472
  e mutualismo 304-308
  manejo de pecuária intensiva 479-481
  monoculturas 454-462, 471-473
  poluição devido à 372, 374, 425-427, 463-464, 476-486, 507-508
  sistemas agrícolas integrados 467-471
  sucessão em campos abandonados 37-41, 49-50, 341-345, *343-344*
  sustentabilidade 454-472
Agricultura sustentável de baixa entrada 469-470
Agriolimax reticulatus *122-123*
Agrostis capillaris 66-68
  cultivar "Parys" 501-502
Agrostis stolonifera (gramínea) 58-61, *60-61*
Água
  captação a partir de cursos d'água 484-488
  ciclo hidrológico 427-429
  como recurso para as plantas 108-114, 130-132
  disponibilidade *461-462*
  escassez
    e produtividade 406-408
    respostas das plantas à 108-112, 130-132
  estrutura e propriedades 154-156
  poluição 461-462, 480-481, 516-517
  reservas no solo 110-114
  sustentabilidade como recurso 460-462, 475-476
Água da chuva
  composição química 423
  ver também chuva ácida
Ailuropoda melanoleuca (panda gigante) 514-515, 519-520
Aira precox *223-224*, *224-225*
Álamo (*Populus*) 151-152
Albatroz-de-sobrancelha (*Talassarche impavida*) 290-291, *292*, 293
Aldrin 464-465
ALEB (ambiente e lavoura de entrada mais baixa) 469-470
Aleloquímicos 475-476
Alelos *290-291*, 520-523
Alga marinha 163-164, 253-256
Alga parda (*Postelsia palmaeformis*) 222-224
Algas 161-162, 381-382, 481-482
Algodão, pragas do 463-465
Alnus incana 416-419
Alnus sieboldiana 140-141, *141-142*
Altitude
  e características de lagos 161-162, *161-163*
  e distribuição de biomas 137-138, *139-140*
  e riqueza de espécies 389-392
Alumínio 490-491
Ambiente e lavoura de entrada mais baixa 469-470
Ambientes aquáticos 154-167
  detritívoros 416-418
  estoques de nutrientes *423*, 425-427

Material com direitos autorais

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

Commidendrum robustum 465-467
Compensações
  entre crescimento e reprodução 176-179, 203-204, *204-205*
  entre número e valor adaptativo da prole 205-207, *206-207*
Competição 90
  dependente de densidade 126-127, *195-196*, 194-198, *198-199*, 273-274
    exatamente compensante 127-129
  e dispersão 194-196, *195-196*
  e parasitismo 253-254, 275-276
  efeitos sobre os recursos 125-132
  em comunidades controladas pela dominância 340-341
  entre predadores 273-277
  exploração 125-126, 212-214, 246-247
  influência das condições sobre 97-101
  interespecífica 212
    abordagem de modelos neutros 241-245
    difusa 217-218
    e coexistência 216-219, 221-226, *226*, 230-238
    e estrutura da comunidade 230-238, 246-247
    e heterogeneidade ambiental 222-225, *226*
    e riqueza de espécies 369-370
    efeitos ecológicos 212-225, *226*, 246-247
    efeitos evolutivos 225, 227-231, 246-247
    entre guildas 217-219, 222
    impacto sobre as populações 201-203
    levantamentos de experimentos de campo 239-242
    modelo de Lotka-Volterra 218-222
    prevalência em comunidades atuais 239-242
    significância na prática 237-245, 247
  interferência 125-126
  intraespecífica 125-132
    e diferenciação de nicho 229-230, *230-231*
    impacto sobre as populações 196-204, 208-209
  semelhante à disputa *127-128*, 128-129
Complementaridade 418-419
Comunidades 20-21, 49-50
  clímax 340-341, 346-349
  complexidade 355-362
  controladas pela dominância 337-341, 381-382
  controladas pelo fundador 337-341
  efeitos em cascata 33-34, 49-50
  estabilidade
    e teias tróficas 353-362
    frágil/robusta 355, 357
  homogeneização 36-37, 517-518
  resilientes 355, 357
  resistentes 355, 357
  ver também riqueza de espécies; sucessão
Comunidades endêmicas, efeitos de espécies introduzidas 517-518
Condições 130-132
  como estímulos *95-98*
  curvas de resposta 91-94, 130
  descrições de 91-92
  distinção de recursos 90
  e diferenciação de nicho 234, 236
  efeitos das *93*, 91-96
  efeitos sobre doenças 97-100
  efeitos sobre interações entre organismos 97-100, *100-101*
  extremas 91-96, 103-105, 130-132, 377-402
  padrões
    ambientes aquáticos 139-141
    grande escala 134-137
    pequena escala 136-140
    temporais 140-141-*141-142*
  respostas de animais 101-104, *104-105*
  respostas de organismos sedentários 97-102
Condições ambientais; *ver* condições
Condições anaeróbias 154-156
Connochaetes taurinus (gnu) 149-150, *322-323*
Conservação 18-19, 511-515
  abordagem de triagem para o estabelecimento de prioridades 535-537
  e ameaças a biodiversidade 514-525, *538-539*
  e mudança climática global 532-537
  na prática 524-534
Consumo de carniça 418-421
Controle biológico
  da poluição 481-482
  de pragas 18-19, 465-469, 512-514
Controle biológico clássico 465-467
Controle biológico de conservação 466-467
Controle biológico por inoculação 466-467
Controle de pragas 462-463, 467-469, 472-473
Coorte 182-184
Coqueluche 273-274
Corais *175*
Corpos beltianos *304-306*
Correlações 38-39, *320-322*, *322-323*
Corrente de Humboldt 135-136
Corrente do Golfo 135-136
Corrida armamentista 295, 297-299, 316-317
  inseto-planta 298-299
  parasito-hospedeiro 298-302, *302-303*
Cortadores 416-419
Coruja (*Glaucidium passerinum*) 278-280
Coruja-das-torres *322-323*
Covariância 64-65
Craca 347-349, *348-349*, 374-375
Crangon septemspinosa (camarão-da-areia) *130*
Creosoto (*Larrea mexicana*) 150-151, 237-239
Crescimento
  como estágios do ciclo de vida 176-179
  e custo da reprodução 176-179, *203-204*, *204-205*
  efeitos da temperatura 92-95
Cripsia 124-125
Cronossequência 341-343
Cryptochaetum 465-466
Cryptopygus antarcticus 96-97
Cuidando da Terra: uma estratégia para a existência sustentável 438-439, 441
Culaea inconstans 229-230
Cultivo baseado nas curvas de nível 459-461
Cupim, flora do trato digestório 20-22
Curvas de sobrevivência 188-192, 207-208
Cuscuta (*Cuscuta salina*) 253-254
Cuscuta salina (cuscuta) 253-254
Custo de substituição 479-480
Custo de viagem 479-480
Cyclotella meneghiniana 215-217
Cymbella perpusilla *491-492*
Cynodon dactylon 280-282

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

mudanças pós-glaciais *76-79*, 140-141, *141-142*, 151-153
padrão de fluxo energético *414-415*
produtividade 405-406
ver também tipos específicos
Floresta boreal de coníferas; *ver* floresta setentrional de coníferas
Floresta decídua temperada *137-138*, 142-143, *144*, 150-152, 165-166
pluviosidade e temperatura 138-139
produtividade 406-407
Floresta experimental de Hubbard Brook 40-45, 49-51
Floresta pluvial tropical *137-138*, 142-143, *145*, 146-150, 165-166
pluviosidade e temperatura *138-139*, 146-147
Floresta sazonal tropical *137-138*
Floresta setentrional de coníferas *137-138*, 142-143, *144*, 151-207
pluviosidade e temperatura *138-139*
produtividade 406-409
teias alimentares 269-271
Fluxo de energia 403-416, 430-431
e nível trófico 409-412
Fluxo de matéria 403-404, 420-427, 431-432
Fogo
e perda de nutrientes 424-425
papel nas savanas 149-150
Folhas
composição 117-118
defesas 121-124, *122-123*
diversidade em 106-108, 130-132
Folhas de sol 107-108
Folhas de sombra 107-108
Fontes energéticas alternativas 487-488
Fontes hidrotermais do mar profundo 75-76, 163-164
Formica yessensis 306-308
Formiga argentina (*Linepithema humile*) 488-490, *490-491*
Formiga-fogo-vermelho (*Solenopsis invicta*) 36-38
Formigas 149-151
criação de afídeos 306-308
em cascata trófica 351-353, *352-353*
mutualismos com plantas 304-306
riqueza de espécies 370-373, *377-378*
Forrageio 260-266, 282-283
Fósforo/fosfato 112-114, 216-217
aumentos projetados devido à agricultura *471-472*
captação por fungos micorrízicos arbusculares 311-313
ciclo do *428-429*, 428-430
como recurso limitante 231-232
e produtividade 407-409
eutrofização cultural 372, 374, 480-484
fontes 421-422
oceanos 161-162
Fotoperíodo 95-97, 180-181
Fotossíntese
CAM 110-112, 130-132
como fator limitante no crescimento de populações humanas 446-447
e dióxido de carbono 114-117
em floresta pluvial tropical 146-147
em plantas de sol/sombra 108-110
em plantas de sucessão inicial e tardia 343-345
fotoinibição 106-107
necessidade de água 108-112
produtividade primária bruta 403-404
resposta a mudanças na radiação solar 106-107, 130-132
rota C3 110-112, 116-117, 130-132
rota C4 110-112, 116-117, 130-132
sob baixa intensidade de radiação *130*
Fragaria (morango) *175*
Fragilaria virescens *491-492*
Framboesa 308-309
Fritilária Glanville (*Melitaea cinxia*) 335-336
Frustulia rhomboides *491-492*
Fungos como decompositores 414-416, *416-417*
Fungos ECM; *ver* fungos ectomicorrízicos
Fungos ectomicorrízicos (ECM) 310-313
separação espacial 234, 236-237
Fungos micorrízicos arbusculares (MA) 310-313
Fusarium oxysporum 311-313

Gadus morhua (bacalhau do Ártico) 452-454, *485-487*
Gafanhoto 97-100, 99, *118-120*, 149-150, 179-180, 257-258
Gafanhoto comum europeu (*Chorthippus brunneus*) 179-180
Gafanhoto de Leichhardt *118-120*
Gaio 123-125
Gaivota (*Larus argentatus*) 70-72
Gaivota (*Larus fuscus*) 70-72, *71-72*
Gaivota (*Larus hyperboreus*) *485-487*
Gaivota-de-asas-glaucas (*Larus glaucescens*) 349-353
Galaxias 28, 31-36, 49-50
Galinha silvestre (*Tympanuchus cupido cupido*) 519-520
Galinha-da-pradaria (*Tympanuchus cupido pinnatus*) 522-523
Galo-selvagem-vermelho (*Lagopus lagopus scoticus*) 22-23, 253--256
Gambá 124-125
Ganso-de-faces-brancas (*Branta leucopsis*) *195-196*
Ganso-menor-da-neve (*Chen caerulescens caerulescens*) 355-356
Gases-estufa 114-115, 153-154, 488-490, 496-497
Gato asselvajado 349-351, *350-352*
Gavia arctica 492-494
Gazela de Thomson 259-261
Gelidium coulteri 381-382
Gelo 155-156
Genciana (*Gentianella campestris*) 253-256
Generalistas 142-143
Geneta 173-174, 176
Gentianella campestris (genciana) 253-256
Gentianella germanica 520-525, *523-524*
Geomiídeo (*Thomomys bottae*) 149-150
Geospiza 228
Geospiza fortis 71-72, *73*, 409-411
Geospiza fuliginosa 71-72, *73*
Geospiza scandens 71-72, *73*
Geração de energia 487-494, 507-508
Gerações, comprimento das 176-178
Gibão (*Hylobates*) *148-149*
Gigartina canaliculata 381-382
Gigartina leptorhinchos 381-382
Glaucidium passerinum (coruja) 278-280
Glicosídeos cardioativos 123-124
Glicosinolatos 123-124
Globalização 36-37
Glomus 311-313, *312-313*
Glycine soja (soja) 313-315

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

realizado 215-216
sobreposição 368-370
Nitrogenase 423
Nitrogênio/nitrato 112-114
alocação durante o ciclo de vida das plantas *178-179*
captação por fungos ectomicorrízicos 311-313
captação por fungos micorrízicos arbusculares 311-313
captação por plantas da tundra 236-238
ciclo do *428-429*, 428-430
como poluente 480-481
como recurso limitante 231-232, 236-238
disponibilidade em campos agrícolas abandonados 38-41
e produtividade 407-408
e uso de fertilizantes *471-472*, 476-477
em recursos nutricionais 118-122
eutrofização cultural 372, 374-427, 480-484
fixação 278-315, 423, 480-481
fontes 421-423
interação com dióxido de carbono 116-117
na água potável 480-481
oceanos 161-162
Níveis econômicos de dano 462-464, 467-469
Níveis tróficos 409-411
e fluxo de energia 409-411, *411-412*
Nova Zelândia
conservação do "weta" 346-347
introdução da truta marrom 28, 31-36
Nutrientes; *ver* nutrientes minerais
Nutrientes minerais
ambientes aquáticos 408-411
ciclagem 420-422
ciclos biogeoquímicos globais 428-431
e produtividade 407-411
entradas 421-423
estoques de nutrientes 421-427
extração por plantas 112-115
florestas pluviais tropicais 148-149
imobilização 414-416
oceanos 161-164
saídas 423--425

Obelia 174, 176
Observações de Wu Hou 100-101
Oceanos 161-167
correntes e padrões climáticos 135-136, *136-137*
disponibilidade de nutrientes 409-411
estoques de nutrientes 425-427
estrutura trófica 414-416
eutrofização cultural 372, 374, 425-427, 481-484
padrão de fluxo de energia *414-415*
padrões em condições e recursos 139-141
produtividade 405-406, 408-411
riqueza de espécies 391-393
zonas mortas 425-427, 481-482
Ochotoma princeps (ocotonídeo americano) *335-337*
Ocotonídeo americano (*Ochotona princeps*) *335-337*
Olho-branco 161-162, 481-482, *482-483*
Oncorhynchus 181-184, *293-294*
Oncorhynchus kisutch (salmão coho) 293-294
Oncorhynchus mykiss (truta arco-íris) 126-127
Oncorhynchus nerka (salmão) 293-294
Oniscus asellus 420-421
Ordem a partir do cenário de força 504, 507, *505-506*
Organismos estoloníferos *175*
Organismos individuais 20-21, 49-50
contagem e estimativa 173-174, 176-178
identificação 173-176, *174*, *176*
Organismos modulares 173-174, 176, *174*, *176-175*, 182-184, 207-208
Organismos quimiossintéticos 90
Organismos unitários 173-174, 176
Origem dos alimentos, análise forense 293-294
Orquestração de cenário global 504, 507, *505-506*
Oryctolagus cuniculus; ver coelho
Orythezia insignis 465-467
Ostreiro (*Haematopus bachmani*) *349-353*
Ouriço-cacheiro 124-125
Ovelha *120-121*
Oxicoco (*Vaccinium vitis-idaea*) 237-238
Óxido nítrico 498
Óxido nitroso 153-154, 488-490
Oxigênio
em ambientes aquáticos 154-156
em riachos e rios 155-156
Ozônio 153-154, 488-490
camada de 496-500

Padrões de distribuição espacial 190-193
agregada 192-193, 223-225, *226*
aleatória 192-193
e competição interespecífica 213-216, 234, *235*, 236-237
e isolamento 142-143
efeitos da dispersão e da migração 192-194
grande escala 134-137
pequena escala 134-137
regular 192-193
Padrões de fecundidade 187-188, 207-208
específicos por idade 185-186
Padrões de riqueza de táxons, registro fóssil 393-397, 399-400
Padrões espaciais 190-193
Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas 114-115
Palaemonetes pugio 102-103, *103-104*
Palaemonetes vulgaris 102-104
Pampas 149-150
Panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) 514-515, 519-520
Pandemia 298-300
Pangea 394-395
Papa-açúcar-do-Cabo (*Promerops cafer*) 308-309
Papa-moscas malhado (*Ficedula hypoleuca*) 251-253
Papua Nova Guiné 386-387, *387-388*
Paracantha culta 467-469
Paradoxo do enriquecimento 367-368, 372, 374
Parasito nematoide (*Ascaris*) 55-56
Parasitoides 250-251
Parasitos 116-117, 282-283, 316-317
coevolução com hospedeiros 298-303
como predadores 249-251
compensação e respostas de defesa a 253-257
competição entre 253-254, 275-276
dinâmica populacional 270-271, 273-274
e simbiose 303-304

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

Registro fóssil
e extinção 395-397, 511-512
padrões de riqueza de táxons 393-397, 399-400
Regressão logística *182-184*
Relações espécie-área 383-389
Rena 152-153
Rendimento máximo sustentável (RMS) 447-455, 471-472
Reprodução
custo de 176-179, 203-205
e ciclos de vida 176-179, 207-208
e fotoperíodo 180-181
em espécies anuais 179-182
em espécies longevas 180-184
inicial 204-207
relação com idade e tamanho *182-184*, 182-184
Reservas naturais 530-534
Resiliência 355, 357
Resistência 355, 357
Ressurgência de pragas-alvo 463-464
Retardos temporais 266-267, 269
Rhinanthus minor 376, *375*, *377*
Rhinocyllus conicus 467-469
Rhododendron 138-139
Rhododendron lapponicum 182-184
Rhodoglossum affine 381-382
Riachos e rios 155-160, 165-166
armazenamento de água 484-488
consequências das atividades humanas 157-160, 158-160
distúrbios em 156-160, 381-383
manejo de área de captação 502-504, 507
padrão de fluxo de energia 414-416
papel no balanço de nutrientes 423-426
represamento 460-462
Rigor científico 23-24, 49-50
Rio Colorado, exploração da água 485-488
Rios *ver* riachos e rios
Riqueza de espécies 366-369, 511-512
avaliação de padrões de 395-398
e adversidades ambientais *377-379*, 398-399
e altitude/profundidade 389-393
e área de hábitat 383-389, 399-400
e competição interespecífica 369-370
e distúrbio 382-383, 398-400
e equilíbrio evolutivo 382-383, 399-400
e heterogeneidade espacial *375*, 377-378, 398-399
e predação 369-370, 372, 374-375, 377, 398-399
e produtividade 370-372, 374, 398-399
e riqueza de recursos 370-372, 374
e sucessão 392-394
e taxa evolutiva 383-384
e variação climática 380-382, 398-399
efeitos em cascata 392-394
fatores que variam no espaço 370-381
fatores que variam no tempo 380-384
gradientes 383-394, 399-400
hotspots 531-532
modelo 368-370, 398-399
padrões latitudinais 388-391
registro fóssil 393-397, 399-400
ver também biodiversidade
Rizóbios 312-315
Rodolia cardinalis 465-466
Roedor (*Microtus canicaudus*)195-196
Roedor 195-277
Roedores, riqueza de espécies
"Rose periwinkle" *Catharanthus roseus* 513-514
Rúmen 120-121

Sabiá (*Turdus*) 477-478
Sagina procumbens 113-114
Saiga (*Saiga tatarica*) 149-150
Salazaria mexicana 113-114
Salgueiro (*Salix cinerea*) 202-203
Salgueiro-anão (*Salix herbacea*) 387-388
Salgueiro-branco-tropical (*Salix alba*) 513-514
Salgueiro-de-dunas-arenosas (*Salix cordata*) 251-252
Salicornia 253-254
Salinidade
e dimensões de nicho 128-129, *130*
estuários 164-165
lagos 161-162
respostas a 102-103, *103-104*
Salinização 460-461
Salix alba (salgueiro-branco-tropical) 513-514
Salix cinerea (salgueiro) *202-203*
Salix cordata (salgueiro-de-dunas-arenosas) 251-252
Salix herbacea (salgueiro-anão) 387-388
Salmão 264-*265*-*265*-*266*
Salmão (*Oncorhynchus nerka*) 293-294
Salmão coho (*Oncorhynchus kisutch*) 293-294
Salmão do Pacífico (*Oncorhynchus*) 181-184, 293-294
Salmo trutta (truta marrom) 28, 31-36, *31-32*, 49-50, 155-156
Salvelinus leucomaenis 97-100, *100-101*, 213-216
Salvelinus malma ("Dolly Varden charr") 97-100, *100-101*, 213-216
Salvelinus namaycush (truta) 161-162
Salvia dorrii 113-114
Salvinia molesta 251-253
Sander vitreus 161-162
Santiria laevigata 148-149
Sapphire rockcress (*Arabis fecunda*) 58-61
Sarampo 270-271, 273-274
Savana *137-138*, 142-143, *144*, 149-150, 165-166
déficit hídrico 110-111
pluviosidade e temperatura *138-139*, 149-150
Savana de pinheiros 149-150
Saxifraga bronchialis 175
Schizachyrium scoparium 341-343, *343-344*
Sebastes melanops (peixe) 454-455
Seca 108-111
Deserto 150-151
Savana 149-150
Seleção natural 52-58, 84-85, 464-465
e coevolução 68-69
e comportamento de forrageio 261-266
e deriva genética 288-289
e variação genética 522-523
por poluição 65-68, *68-69*
por predação 63-68, *65-66*
Sementes
composição 117-120
dispersão 306-309
dormência 179-181
germinação 95-97
Senecio (tasneira) 117-118, *204-205*
Separação temporal e utilização de recursos 236-238

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.

You have either reached a page that is unavailable for viewing or reached your viewing limit for this book.